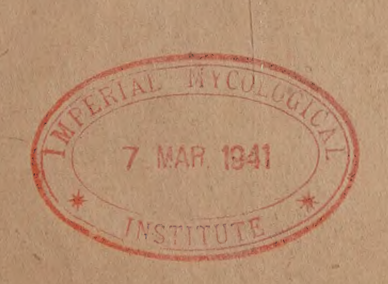
1940 № 4

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'UNION DES RÉPUBLIQUES SOVIÉTIQUES SOCIALISTES

SÉRIE BIOLOGIQUE



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА MOSCOU

№ 4 «Известий Академии Наук СССР, Серия биологическая» целиком посвящен материалам Совещания по физиологии растений, организованного Институтом физиологии растений им. К. А. Тимирязева и происходившего при Биологическом отделении Академии Наук СССР с 28 января по 3 февраля 1940 г.

Остальные материалы Совещания будут помещены в Трудах Института физиологии растений Академии Наук СССР.

Доклады, прочитанные на пленарных заседаниях Совещаний, печатаются в сборнике, посвященном К. А. Тимирязеву.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

SÉRIE BIOLOGIQUE

№ 4

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
Москва ⋆ 1940 ⋆ Moscou

Ответственный редактор акад. В. Л. Комаров

Заместители ответств. редактора: акад. И. И. Шмальгаузен
член-корр. АН СССР Х. С. Коштоянц

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

А. А. САПЕГИН

ДЕТЕРМИНАЦИОННЫЕ ПЕРИОДЫ В РАЗВИТИИ КОЛОСА ПШЕНИЦЫ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СРОКОВ ПОДКОРМКИ И ПОЛИВОВ

Подкормка пшеницы, в особенности соединенная с поливом, играет большую роль в выполнении директивного указания товарища Сталина о необходимости быстрого и значительного повышения урожаев зерновых культур. Научная постановка этих мероприятий является поэтому делом первостепенной важности.

Для правильного проведения подкормки пшеницы нужно знать прежде всего наиболее выгодные сроки внесения добавочных удобрений, т. е. обеспечивающие наивысший урожай ее. Материалы эти, конечно, имеются в литературе. Однако все они получены чисто практически: теории определения сроков подкормки растений мы еще не имеем. Между тем, уровень, на который поднялось советское сельское хозяйство, и предстоящее чрезвычайное расширение поливного хозяйства обязывают немедленно заняться построением такой теории.

До самого последнего времени в опытах по добавочному удобрению, равно и поливу, за отправные моменты брались: в худшем случае календарные сроки, а в лучшем случае внешние морфологические показатели, как кущение, выход в трубку, выколашивание и т. п. Все эти показатели необходимо признать недостаточными.

В самое последнее время исследователи начинают заглядывать в растение глубже, приурочивая внесение добавочных удобрений и полив уже непосредственно ко времени появления органов или частей их, составляющих урожай, являющихся его слагаемыми, например, ко времени появления колосков, цветков, половых элементов и т. д.

Этот подход следует признать значительно более правильным. Поясню одним примером. В опытах и практике весенней подкормки озимей внесение добавочного удобрения (или полив) очень часто приурочивают ко времени, когда растения явно пошли в стрелку. Между тем, анализ показывает, что к этому времени уже заложены колоски колоса; следовательно, на увеличении числа этих важных слагаемых урожая подкормка не может уже сказаться.

Но и вышеупомянутый новый подход к решению рассматриваемой задачи представляется мне недостаточным. Изучение самого процесса развития колоса приводит к выводу о необходимости положить в основу определения сроков подкормки и полива растений так называемые чувствительные или критические периоды развития организма, хорошо известные науке о развитии животных также под именем детерминационных. Это периоды, когда изменения жизненной среды сказываются в дальнейшем в виде изменения тех или иных органов животного. Это те периоды (фазы) развития, когда, очевидно, совершаются специфические процессы, подготовляющие и определяющие, каким будет данный орган.

Влияя на эти процессы подходящими внешними воздействиями, можно получить эти органы соответственно измененными: увеличенными или уменьшенными, с измененным внутренним строением или с необычной морфологией, с новой расцветкой или изменением рисунка окраски и т. д.

Критические периоды для разных изменений фенотипа могут быть разной продолжительности, могут перекрывать друг друга, частично или полностью, могут быть неодинаковыми у различных пород, рас, видов и т. д.

Все эти данные установлены в опытах с животными. Растения же в этом отношении почти не изучались. Некоторые исследователи даже считают невероятным, чтобы такие же явления могли иметь место и у растений, «так как механика развития их значительно отличается от развития животных» (Гольдшмидт, 1938). Однако два указания на существование критических периодов развития у растений имелись и в ботанической литературе до 1938 г. Одно из этих указаний касается числа добавочных завязей у мака Papaver somniferum polycephalum. В своей работе «Питание и селекция» Де-Фриз (1899) приходит, между прочим, к выводу, что число этих завязей может быть изменено соответственно питанию в течение нескольких первых недель развития мака.

В последнее время этот вопрос был подробнее изучен Рэлофсом (1937). Он ослаблял питание многоголового мака с помощью пересадки, начиная с 16-го дня после посева и повторяя пересадку новых растений через каждые 2—4 дня вплоть до 65-го дня от посева. Этим путем Рэлофс установил, что пересадка мака, произведенная в один из дней в периоде между 34 и 58 днями после посева, приводит к заметному снижению числа добавочных завязей. Растения, пересаженные до и после этого периода, не отличались от контрольных.

Второе указание на существование критических периодов у растений относится к распределению окраски в венчике петунии Petunia hybrida grandiflora. Работа проведена Шредером (1934); о результате ее кратко сообщает также Хардер (1934).

У некоторых сортов петунии характер окраски венчика, рисунок венчика весьма изменчив: венчик может быть сплошь белым или сплошь синим, или иметь в своей средней части белую многолучевую звезду разных размеров. Шредер показал, что это распределение окраски в венчике петунии зависит от температуры и интенсивности освещения петунии во время развития бутонов. На самых ранних его фазах есть период, не превышающий 12 час., когда определяется, детерминируется характер красочного узора венчика. Например, если в начальных фазах своего развития бутон был при температуре 30° и на рассеянном свету, то венчик разовьется сплошь синего цвета; при 15° и полном освещении венчик вырастет с белой звездой внутри и т. д.

Изложенные работы с маком и петунией страдают большой неполнотой, но существование критических периодов в развитии растения показано в них с достаточной убедительностью.

Работая по феногенетике вегетационного периода у пшеницы, понимаемого конкретно, как результат протекания органообразовательных процессов во времени и в определенной среде, я пришел вскоре к выводу о необходимости подробного изучения хода развития органов пшеницы, в особенности колоса.

В новейшей литературе имеются данные об органообразовании у пшеницы; довольно подробны работы Белл (1936) и особенно Боннет (1936), не мало потрудившегося над микрофотографированием развивающегося колоса. Но все эти данные приводятся не в интересующем нас количественном разрезе и в отрыве от внешней среды, без отношения к условиям развития пшеницы, без учета стадийности, следовательно, без отправных точек, из которых можно было бы исходить в теоретической и практической работе.

Опираясь на теорию стадийности развития, построенную Т. Д. Лысенко, я избрал в своих работах в качестве отправного момента начало световой стадии. Момент этот разделяет два специфических состояния (качества) стеблевой верхушки (точки роста): в предыдущем оно было яровизационным, и в этом состоянии стеблевая верхушка образует вегетативные органы; в последующем, в световой стадии пшеница приступает (в нормальной обстановке) к образованию воспроизводительных органов, т. е. колоса.

Конус нарастания главного стебля пшеницы, а при благоприятных условиях и боковых почек, до начала построения колоса образует листовые бугорки, причем новый бугорок появляется после предыдущего через 4—6 дней (на 10-часовом

дне в условиях московской и киевской весны); к этому времени предыдущий бугорок успевает вырасти в довольно крупный листовой валик, охватывающий стебель. Таков темп заложения листовых бугорков на 10-часовом дне. На длинном весеннем дне этот процесс идет, вероятно, быстрее (2—3 дня на бугорок), поскольку растение имеет возможность накоплять за день больше продуктов ассимиляции и т. д.

Боковые почки — основа ветвления, кущения пшеницы — залагаются в виде бугорков в пазухах листьев. Каждый новый бугорок появляется обычно в пазухе пятого (считая сверху) листа; самое начало нового пазушного бугорка совпадает по времени с самым началом выпячивания нового листового бугорка на верхушке стебля (таблица, фиг. 1).

Отсюда следует, что пазушные бугорки закладываются обычно каждые 4—6 дней на 10-часовом дне, в условиях Москвы и Киева и, вероятно, каждые 2—3 дня на длинном весеннем дне. При благоприятной обстановке пазушные бугорки превращаются в почки и растут и развиваются подобно верхушке главного стебля, несколько отставая от него во времени. У некоторых очень скороспелых сортов новая боковая почка закладывается обычно в пазухе 4-го листа.

С другой стороны, для ряда пшениц сортовым признаком является заложение новой боковой почки в пазухе 6-го листа. Из всего сказанного можно заключить, что ветвление, кущение пшеницы начинается по существу гораздо раньше, чем его начинают замечать простым глазом. У одних сортов редко, у других часто — встречаются стебли, не имеющие боковых почек.

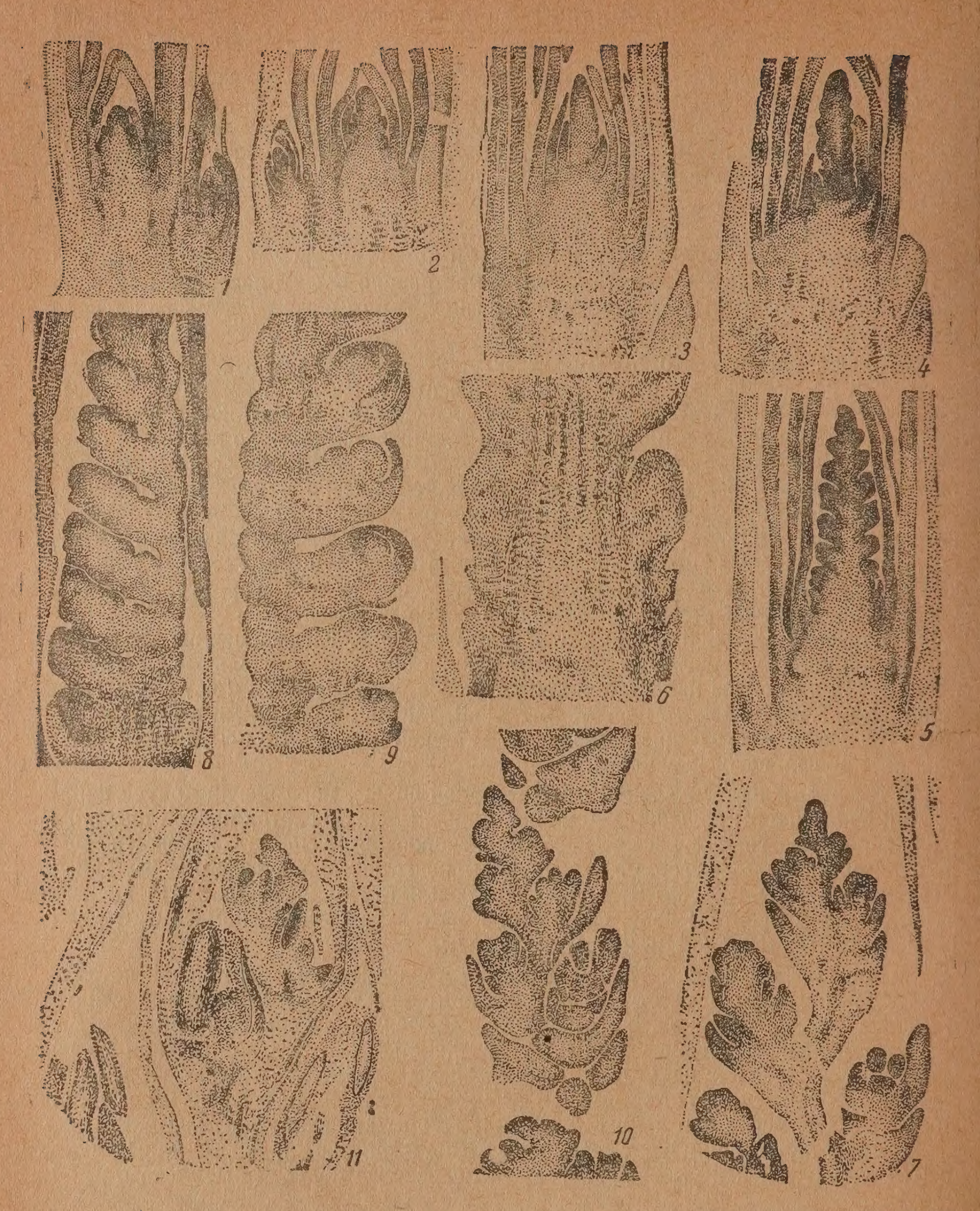
В течение световой стадии, т. е. в том периоде, когда пшенице требуется для ее нормального развития длинный день, формообразовательные процессы, наблюдаемые в конусе нарастания стебля, четко укладываются в две фазы. Первую из них можно назвать подготовительной, так как в это время в точке роста текут процессы, приводящие через несколько дней к тому, что конус нарастания начинает превращаться в колос.

В течение подготовительной фазы внешней облик, морфология конуса нарастания не меняется; большинство из изученных мною 40 сортов яровой пшеницы разнообразнейшего географического происхождения успевает заложить еще по одному листовому бугорку. Длительность подготовительной фазы от 3—4 дней у очень скороспелых сортов, вроде Прелюдки и Новинки, до 8—10 дней — у позднеспелых сортов; чаще всего подготовительная фаза занимает 6—7 дней (в условиях московской и киевской весны).

Описываемую фазу органообразования я считаю подготовительной потому, что в течение ее соответственными внешними воздействиями можно изменять в колосе число колосков, хотя они появляются и развиваются лишь через несколько дней по завершении подготовительной фазы. Эти воздействия могут длиться меньше, а в некоторых случаях даже значительно меньше времени, чем его требует вся подготовительная фаза, и могут быть примененными в любой момент, в том числе и в самом начале ее. Например, нехватка воды в течение 2—3 дней в начале, или в средине, или в конце этой фазы приводит в последующем к значительному уменьшению числа колосков в колосе (в моих опытах до 20%).

Избыток оводнения в эти же периоды сказывается в дальнейшем некоторым увеличением этого числа (в моих опытах — до 10%). Достаточно в любой момент подготовительной фазы облучить пшеницу рентгеновскими лучами в 1000 единиц r, чтобы в следующей фазе развития, когда будут закладываться и развиваться колосковые бугорки, число их вышло сниженным на 15—20%.

Сходным образом, уменьшая или увеличивая число колосков в колосе, действуют в подготовительной фазе температура окружающего воздуха и (как можно заключить из опытов Станкова, 1938) питательные вещества. Выдерживая пшеницу на 10-часовом дне, Еременко (1938) довел ее до выколашивания. Хотя развитие при этом шло чрезвычайно замедленным темпом, было ненормальным, тем не менее, подготовительная фаза выделилась совершенно отчетливо (но только не в понимании Еременко, т. е. не как особая стадия).



Фиг. 1—11; *1* — Triticum v. alborubrum из Колумбии. Типичная вегетативная верхушка. Только что появились: новый листовой бугорок и новый боковой бугорок (в пазухе 5-го листа). Видна также первая боковая почка (справа внизу); *2* — T. d. apulicum из Кировабада. Самое начало вытягивания верхушки. Видны: боковая почка, успевшая за 10 дней подготовительной фазы заложить 3 листа, выше ее 5 листьев будущей соломины и один зачаток подколосовой чешуи; *3* — T. v. lutescens 062 Саратовской станции. Незадолго до появления первых колосковых бугорков. Видны: боковая почка, 5 листьев будущей соломины, 2 зачатка подколосовых чешуек, сильно вытянувшаяся верхушка. *4* — T. v. alborubrum из Колумбии. Появление первых колосковых бугорков. Видны: 2 боковые почки, 5 листьев будущей соломины над верхней из них зачатки подколосовых чешуй и 6 первых колосковых бугорков; *5* — T. v. erythrospermum из Аравии. Первые бугорки glumae. Видны: 3 листа будущей соломины, 2 зачаточные подколосовые чешуйки, 13 колосковых бугорков; *6* — T. v. graecum из Кашгара. 2 зачаточные чешуйки под нижним колоском. *7* — T. v. delphi из Нахичевани. Верхушка колосового побега, прекратившего заложение колосковых бугорков. Видно 5 развивающихся колос ов и 3 замерзших зачатка; *8* и *9* — T. v. subferrugineum из Италии. На тонком колосовом стержне быстро развивающиеся колоски. Внизу — зачаточные чешуйки. *10* — T. v. erythrospermum из Палестины. Колосок с замирающей верхушкой. У 4 цветков — молодые тычинки разных возрастов. Верхние 3—4 цветковых зачатка останутся неразвитыми; *11* — T. v. caesium из Западной Сибири. Более поздний уровень развития, чем на 10-й фотограмме. У 1-го цветка (виден частично слева внизу) — тычинки перед диакинезом, у 2-го (слева внизу) — ранний синапсис, в 3-м — довольно крупная, а в 4-м молодая спорогенная ткань, в 5-м — перед началом вычленения тычиночной нити, 6, 7, и 8-й зачаточны, не разовьются; возможно, что такова же судьба и 5-го цветка.

(Снимки сделаны со срезов при небольшом увеличении)

Процессы, идущие в подготовительной фазе, должны, очевидно, накопить какие-то вещества или структуры до высоты некоторого порога, некоторого действующего минимума, после чего верхушка стебля начинает преобразовываться в колос. Новое, «световое» содержание накопляется сначала в старой форме и, лишь достигнув некоторого порога, начинает оформляться присущим ему образом. С началом этой второй, исполнительной фазы верхушка стебля прекращает заложение листовых и пазушных бугорков (в данном побеге, но не в боковых, где они могут закладываться в свою очередь вплоть до наступления в них описываемой второй фазы, если обстановка благоприятствует этому).

Поскольку новая пазушная почка, как указывалось выше, залагается обычно в пазухе пятого сверху листа, к которому добавляется еще один в подготовительной фазе, то тем самым будущей соломине обеспечивается, как правило, пять листьев. В редких случаях рассматриваемые соотношения могут изменяться таким образом, что на соломине будет четыре или шесть листьев (в нормальных условиях). У некоторых среднеазиатских сортов встречаются растения с тремя листьями на соломине. С другой стороны, в особых условиях культивирования можно заставить пшеницу развить соломину с числом листьев, превышающим норму в 2—3 раза.

В самом конце подготовительной и, главным образом, в начале второй фазы образования колоса появляются два верхних, самых молодых зачатка, похожих на листовые, но обнаруживающих в дальнейшем резкое отставание в своем разрастании от листьев будущей соломины, остающихся маленькими, чешуйчатыми (таблица, фиг. 2 и 3). В последующем эти зачаточные чешуйки можно видеть под нижним колоском (таблица, фиг. 5 и 6). Добавлю, что в этой переходной зоне нередко 1—2 колоска оказываются также «переходными», недоразвитыми.

Вторая, исполнительная фаза образования колосков, как указывалось, начинается тем, что верхушка стебля перестает закладывать листья соломины, давая вместо них два чешуйчатых зачатка, значительно удлиняется и расширяется и через 3—6 (даже до 10) дней, смотря по сорту, приступает к образованию колосковых бугорков. Вначале появляется обычно несколько их (от 4 до 8) почти сразу (таблица, фиг. 4), затем они закладываются явно по одиночке, в очередном порядке.

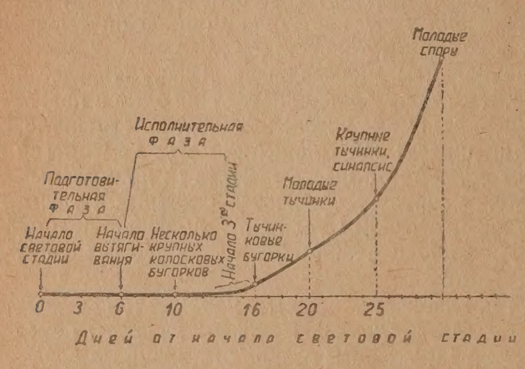
Каждый бугорок быстро расширяется, пока не охватит половину окружности стеблевой верхушки. Через 4—6 дней, смотря по сорту, на колосковых бугорках нижней трети зачаточного колоса, нередко за исключением самой нижней пары, можно заметить бугорки наружных чешуй (glumae). Этот процесс в следующие дни распространяется последовательно на бугорки, сидящие выше.

Закладка колосковых бугорков продолжается (в условиях московской и киевской весны) от трех до семи и больше дней, смотря по сорту. На продолжительности и скорости закладки колосковых бугорков ясно сказываются внешние влияния, особенно в первой половине исполнительной фазы, в период вытягивания верхушки побега и приблизительно до первых пыльниковых бугорков, как это будет показано дальше. Таким образом, период детерминации числа колосков в колосе захватывает и значительную часть времени в исполнительной фазе их образования.

В дальнейшем средняя треть колоса обычно опережает две другие трети его, и здесь через 5—12 дней (смотря по сорту) после появления первых колосковых бугорков становятся заметными зачатки тычиночных (пыльниковых) бугорков.

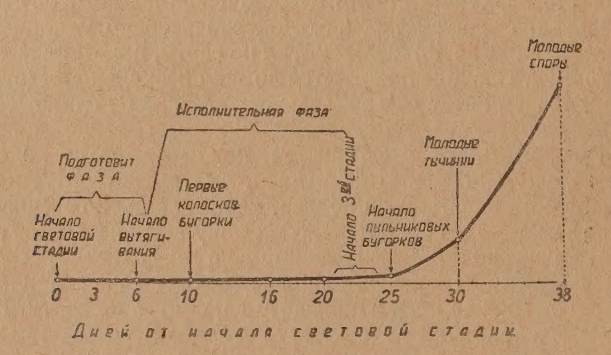
Около этого времени в жизни пшеницы наступает ясный перелом: а) она перестает нуждаться в длинном дне для своего нормального развития, может окончить его и на коротком дне, следовательно, по определению Лысенко, заканчивает световую стадию; б) междоузлия колоса и верхние 4—6, обычно 5 междоузлий стебля (будущая соломина) начинают быстро удлиняться благодаря вытягиванию их клеток, т. е. стебель начинает итти в стрелку; в) скорость удлинения верхушки стебля, преобразующейся в колос, бывшая до сих пор очень небольшой, сразу резко повышается.

Указанный момент перелома в требованиях пшеницы к длине дня я установил специальным опытом на 5 сортах (1939). Начало стрелкования, т. е. образования соломины, сначала видно лишь под микроскопом и становится заметным для простого глаза только через несколько дней. Поэтому полевые отметки начала выхода в трубку опаздывают, на самом деле, приблизительно на неделю. Как увидим дальше, около этого времени прекращается также заложение новых колосковых бугорков. Описанный характер перелома в жизни пшеницы, совпадающий с началом образования половых органов (тычинок и пестика), дает право считать тот момент, когда пшеница приступает к образованию половых органов, началом третьей стадии развития ее.



Фиг. 12. Развитие колоса Triticum v. anglicum из Индии

Стадия развития, как некоторое качество, не может оставаться чем-то бесформенным. Нарастая количественно, данное качество должно как-то оформляться. В нормальной обстановке, т. е. такой, которую эволюция пшеницы сделала через отбор привычной для нее, она, точнее, верхушка развивающегося стебля, оформляется: в яровизационном качестве — в виде вегетативного побега; во второй, световой стадии — в виде стержня, колосковых бугорков и чешуй колоса; в третьей, половой стадии — в виде половых органов колоса.



Фиг. 13. Развитие колоса v. erythrospermum из Афганистана

Через 9—18 дней (смотря по сорту) после появления пыльниковых бугорков тычинки достигают значительной величины, успевают выделить материнские клетки спор, а последние начать синапсис. Еще несколько дней — и в гнездах пыльника появляются молодые споры.

На фиг. 12 и 13 в форме кривых даны этапы развития колоса и их протекание во времени для двух сортов яровой пшеницы.

Остановимся теперь несколько подробнее на процессах образования колосков и цветков и, именно, в интересующем нас количественном разрезе.

Мы уже знаем, что от 4 до 6, иногда даже до 8 первых колосковых бугорков появляются друг за другом чрезвычайно быстро, почти сразу. Затем они образуются по одиночке, в очередном порядке, сначала быстро, каждые 6—10 час. (смотря по сорту и жизненной обстановке), затем медленнее, каждые 10—16 час. (приблизительно). Дальнейшее развитие самих колосков идет быстро. По-

этому верхушка колоса начинает вскоре обнаруживать все большие и большие разрывы в уровнях развития ближайших к ней колосков и самых верхних колосковых бугорков. Если вначале (таблица, фиг. 5) в уровне развития колосков видны постепенные переходы по всему колосу, то через 4—8 дней (смотря по сорту и внешней обстановке) картина резко меняется (таблица, фиг. 7), деятельность верхушки колосового побега замирает, закладка колосковых бугорков прекращается, а небольшое число (3—4) самых молодых из них остается недоразвитым.

Замирание верхушки колосового побега совпало в моих опытах со временем появления пыльниковых бугорков в первых цветках первых колосков, т. е. с окончанием световой стадии. Установил это я двумя путями. Во-первых, подсчетами колосковых бугорков в течение времени заложения их и позже этого момента, причем оказалось, что они перестают нарастать в числе с момента появления пыльниковых бугорков. Во-вторых, в опыте с подвяливанием растений, вернее, с прекращением полива их (опыт велся в садовых горшках) на несколько дней, до первых признаков подвядания. Опыт показал, что снижение числа колосков (почти до 20%) имело место при нехватке воды в течение нескольких дней в подготовительной фазе (т. е. подтвердился вывод из работы 1938 г.) и что то же самое характерно и для второй фазы, для периода вытягивания верхушки колосового побега. Прекращение же полива ко времени появления пыльниковых бугорков в первых колосках не сказалось на числе колосков в колосе. Этот опыт проведен в 1939 г. в Киеве. Те же результаты дал опыт с рентгенизацией (1000 рентгенами), выполненный в Москве в том же 1939 г.

Причин замирания верхушки колосового побега может быть несколько. Одной из основных может быть просто нехватка каких-либо, если не всех, строительных материалов, в том числе и минеральных, включая сюда и воду. Достаточно взглянуть на фиг. 8 и 9, чтобы понять, как тяжело должно быть под конец верхушке колоса. Быстро образуя все новые и новые колоски, она все больше и больше затрудняет себе дальнейшее наращивание числа их. При всей ширине колосового стержня толщина его относительно невелика и целые ряды быстро развивающихся колосков, в свою очередь быстро строящие цветок за цветком, являются энергичными потребляющими центрами, основательно выкачивающими строительные материалы из тонкого колосового стержня. Достаточно даже одному из этих веществ по пути к верхушке колоса исчерпаться за пределы действующего минимума, чтобы дальнейшее развитие верхушки колосового побега замерло.

С другой стороны, характер и продукты жизнедеятельности растения и в особенности развивающихся колосков, перешедших к этому времени в новое качественное состояние, в половую стадию, также могут препятствовать работе верхушки побега, притом либо непосредственно, либо перестройкой работы листьев на новый лад, в соответствии с органообразовательными процессами в самих колосках, в особенности в их цветках. К тому же следует указать, что с рассматриваемого времени колосовой побег начинают обслуживать, кроме молодых листьев, еще и листья, приближающиеся к «среднему» возрасту, с иной геликоморфией (термин Дильса, 1905) и с несколько иной, можно полагать, физиологией, биохимией и т. д.

Цветки в колосках образуются на верхушке колосового побега последовательно, один за другим, в очередном порядке. Скорость их образования не одинакова: чем дальше от основания колоска, тем медленнее идет заложение цветковых бугорков. 2-й цветковый бугорок появляется приблизительно через 1 день после 1-го, 3-й — через $1^1/_2$ дня после 2-го, 4-й — еще на $1^1/_2$ —2 дня позже и т. д.

Вначале различия в уровнях развития цветков невелики (таблица, фиг. 10), но уже через несколько дней можно заметить нарастающее отставание верхушки колосового побега (таблица, фиг. 11).

Привожу конкретные примеры из записей в журнале: ко времени появления бугорка 3-го цветка, во 2-м закладывается пыльниковый бугорок, в 1-м он достиг довольно крупных размеров (сорт 1097). У другого сорта (1152) к этому

времени в 1-м цветке — начало пыльникового бугорка. Далее: в 1-м цветке молодые тычинки с вычленившейся тычинковой нитью, во 2-м — крупный пыльниковый бугорок, в 3-м начало его, в 4-м бугорок paleae. Еще позже: в 1-м цветке немолодые микроспоры, во 2-м разъединившиеся тетраспоры, в 3-м — метафаза, в 4-м — синапсис, в 5-м — крупная спорогенная ткань, в 6-м — молодые тычинки, 7-й и 8-й зачаточны.

В другом случае: в 1-м цветке — поздний синапсис (перед диакинезом), в 5-м молодые тычинки, 6-й и 7-й зачаточны. От начала синапсиса до диакенеза проходит 2—3 дня, от диакенеза до конца 2-го деления — 1—$1^1/_2$ дня, смотря по сорту (и, конечно, по жизненной обстановке).

В условиях моих опытов ко времени замирания верхушки колоса в первых колосках были уже бугорки третьих цветков. Замирание же верхушки колоска начиналось через несколько (3—4) дней, обычно на 7—8-м цветковом бугорке, когда в первых цветках уже ясно обрисовывались молоденькие тычинки, с четко вычлененной тычиночной нитью (фиг. 10).

В общем, можно утверждать, что даже в посредственной жизненной обстановке большинству колосков обеспечено по 4 вполне развитых цветка. Итти дальше этого числа вряд ли целесообразно, так как и четвертые зерна уже сильно отстают по величине от первых даже в весьма благоприятных условиях налива. Поэтому заботиться об увеличении числа цветков в колоске, если и придется, то в крайне редких случаях.

Иное дело — увеличение числа колосков, одного из важнейших слагаемых урожая. Даже в посредственных условиях налива зерна урожай данного сорта связан с числом колосков почти прямой связью в довольно широких пределах. В благоприятных же условиях налива эти пределы должны раздвинуться еще шире. Подчеркиваю, что речь идет о сравнении чисел колосков у одного и того же сорта, а не между разными сортами, когда значение числа колосков может затемняться другими слагаемыми урожая, в особенности энергией и экономичностью налива зерна, озерненностью колосков и т. д.

Увеличить число колосков в колосе можно несколькими путями. Во-первых, по сортовой линии — селекцией, не ухудшая, конечно, остальных слагаемых урожая. Во-вторых, соответствующими воздействиями в описанной подготовительной фазе, о чем выше была уже речь. В-третьих, воздействиями в начале исполнительной фазы, в период вытягивания стеблевой верхушки и закладки первых колосковых бугорков.

Число колосков зависит, с одной стороны, от скорости их заложения, колеблясь у изученного мною материала в среднем от 2 до 4 за сутки, смотря по сорту и, нужно ожидать, по жизненной обстановке. С другой стороны, при той же скорости заложения число колосков в колосе зависит от продолжительности световой стадии и связанной с этим органообразующей деятельности колосовой верхушки: чем позже она замрет, тем больше бугорков успеет образоваться.

Здесь то же положение, что и со стадией яровизации: чем дольше мы затянем яровизационное состояние растения, тем больше образуется листьев; чем дольше мы затянем «световое» состояние растения, тем больше образуется колосковых бугорков. Дело здесь не в «омоложениях», а в стадийном состоянии меристемы точки роста.

Нужно найти способы желательного воздействия и на исполнительную фазу, причем ускорение процесса заложения колосковых бугорков придется обычно предпочесть удлинению периода их образования, поскольку этим будет оттягиваться и время созревания колоса.

Первые подходы к решению только что изложенного можно найти уже в работах советских агрофизиологов (Станков, Петров и Минина, Петинов, Саратовский ин-т зернового хозяйства). Нужно, однако, более точно устанавливать фазы развития колоса, чем это они делали.

Рассмотрим теперь табл. 1, на которой даны результаты сравнительного изучения скоростей протекания основных фаз развития колоса у 27 сортов мягкой пшеницы, происходящих из разнообразных географических районов и относящихся к различным экотипам. Со дня высева, в конце апреля, до 22 мая расте-

ния были на коротком, 10-часовом дне. Длинные дни начаты с 22.V, и в тот же день произведена первая фиксация стеблевых верхушек. Далее она повторялась через короткие промежутки времени (вначале 3-дневные, затем 4-дневные и далее 5-дневные).

Таблица 1

Продолжительность фаз развития колоса пшеницы (в днях). Начало световой стадии 22.V

№ по кат. ВИР	Triticum vulgare	Начало вытягивания	Первые колоск. бугорки	Начало glumae	Начало paleae	Начало пыльник. бугорков	Молодые тычинки	Синапсис	Молодые микроспоры
995	Delphi Нахичевань	7	13		16	20	27	38	
1008	Graecum Турция	7	10					27	35
1010	Erythrospermum Палестина	7	10			16	20	28	33
1011	„ Сирия	6	10	16		18	23		35
1017	„ Иран	7	10	16		22	30	38	
1029	„ Афганистан	6	10	16		22	28		38
1045	Graecum Кашгар	8	16		25		38		
1060	Erythrospermum Аравия	6	10	15	16	19	23	32	
1067	Nigricans Эритрея	6	10			16	20	25	30
1063	Graecum Абиссиния	6	10			16	22	27	
1074	Caesium Лиссабон	10	15			20	25	32	
1078	Subferrugineum Италия	10	20			25	30		
1082	Erythrospermum Каир	6	10			16	20	30	35
1083	„ Египет	6	9			16	20	30	
1089	„ Алжир	6	10	16		20		35	
1097	Sardoum Тунис	6	10	16		20	25		35
1153	Graecum Испания	6	10	16		22	30	38	
1164	Milturum Франция	10	16	20	25	27	33		
1036	Var. Узбекистан	6				16	20	27	33
1052	Anglicum Индия	6	9			16	20	25	30
1102	Barbarossa Китай	4	8			16	23	27	33
1152	Milturum Монголия	5	10	16		19	24	32	38
1195	Lutescens 062 Саратовск. ст.	6	10		16	18	23	28	33
1219	Caesium Зап. Сибирь	6	10				23	38	
1226	Ferrugineum Тулун	6	10	16			25	40	
1187	Milturum Швеция	6	10	16		18	23	28	40
1254	Alborubrum Колумбия	10	16	20					40

По этим препаратам и установлена, среди прочего, продолжительность основных фаз развития колоса (табл. 1). Как видим, первая фаза (подготовительная, до начала вытягивания конуса нарастания) длилась от 4 до 10 дней. Подавляющее большинство рассматриваемых сортов закончило ее за 6—7 дней; происхождение этих пшениц самое разнообразное: Швеция, Западная и Восточная Сибирь, Саратов, Узбекистан, Индия, Средиземноморье. Самые быстрые оказались из Китая (1102) и Монголии (1152)[1], самые медленные — из разных районов (Кашгар, Лиссабон, Италия, Франция, Колумбия).

Следующий период, вытягивание верхушки стебля до появления первых колосковых бугорков, также протекает с неодинаковой скоростью у разных сортов: 3—4 дня у быстрых, 8—10 дней у медленных. Подавляющее большинство сортов прошло этот период быстро (3—5 дней); самое медленное протекание отмечено у пшениц из Кашгара (1045) и Италии (1078).

С неодинаковой скоростью образуются у разных сортов чешуйчатые покровы цветков (период от появления колосковых бугорков до появления пыльниковых зачатков); диапазон здесь также велик: от 5 дней у пшеницы из Лиссабона (1074) и Италии (1078) до 11—12 дней у пшеницы (из Ирана), 1017, 1029 (Афганистан), 1153 (Испания), 1164 (Франция).

[1] № ВИР, из коллекций которого происходят семена подопытного материала.

Почти такой же диапазон находим и для времени, потребного на образование тычинок, от появления пыльниковых бугорков до начала синапсиса: от 11 дней у пшениц из Швеции (1187), Саратова (062), Китая (1102), Индии (1052), Узбекистана (1036), Абиссинии (1063), Эритреи (1067) до 14—18 дней у пшеницы 995 (Нахичевань), 1082 (Каир), 1083 (Египет) и 1226 (Тулун).

Большие различия в скорости спорообразования (от начала синапсиса до образования молодых микроспор) встречаются, повидимому, редко. Чаще всего этот процесс протекает в 5—6 дней. Однако для пшеницы из Швеции (1187) понадобилось 12 дней. Нужно, правда, отметить, что для половины сортов этот момент не был зафиксирован.

Итак, по длительности всех рассмотренных фаз развития колоса имеет место большое варьирование при сравнении разных сортов пшеницы. При этом не обязательно всем фазам данного сорта протекать быстро или медленно или со средней скоростью. Наоборот, очень часто наблюдаются различные их сочетания в пределах того же сорта. Например, у 995 (Нахичевань) 1-я и 2-я фазы проходят со средней скоростью, 3-я — быстро, а 4-я — очень медленно. У 1052 (Индия) 1-я фаза протекает со средней скоростью, 2-я — очень быстро. У сортов 1057 (Эритрея) и 1226 (Тулун) две первых фазы соответственно сходны по длительности, но синапсис начинается у 1067 на 25-й день, а у 1226 лишь на 40-й день. У 1074 (Лиссабон) и 1078 (Италия) 1-я фаза течет медленно (10 дней), 2-я идет довольно быстро у 1074 (5 дней) и медленно у 1078 (10 дней); 3-я протекает у обоих очень быстро (за 5 дней). У 1010 (Палестина) и 1017 (Иран) 1-я фаза имеет среднюю продолжительность (7 дней), 2-я — очень быстрая (3 дня), 3-я же течет у 1010 вдвое быстрее (6 дней), чем у 1017 (12 дней), и т. д.

Общий вывод: продолжительность отдельных одноименных фаз у разных сортов может быть 1) различна и 2) комбинироваться разнообразнейшим образом. Поэтому даже при чисто «арифметическом» (не говоря уже о генетическом) подходе можно ожидать, что ранне- и позднеспелые выщепенцы будут нередко получаться и от гибридов между сортами, у которых стадия яровизации и далее период до выколашивания (по которому обычно судят о продолжительности световой стадии) соответственно имеют одинаковую длительность.

Таблица 2

Продолжительность фаз развития колоса пшеницы (в днях). Начало световой стадии 22.V

№ по кат. ВИР	Triticum	Начало вытягивания	Первые колосков. бугорки	Начало пыльник. бугорков	Молодые тычинки	Синапсис	Молодые микроспоры
062	Lutescens Саратовск. ст.	7	11	21		30	38
29525	Durum apulicum Кировабад	10	18	25			39
22397	„ hordeiforme № 10 Днепропетр. ст.	9	16	22	28		39
17195	„ expansum	9	15	23		30	36
7877	Persicum stramineum Грузия	8	15	22	26		38
13883	„ fuliginosum Ю. Осетия	6	15	22	26		38
8360	Timopheevi viticulosum	8	16	23	28		38
29548	„ typicum Грузия	7	16	23	28		38
20636	Monococcum flavescens Испания	10	16	28	28		36
20971	„ laetissimum Турция	8	15	25		38	45
23032	„ nigrocultum Юго-Славия	26		35	48		

Если в пределах табл. 1 собрать самые короткие фазы, то в сумме получится 26 дней до образования микроспор, сумма же самых длинных равна 62 дням; получается разница в 36 дней. (Подробнее я остановлюсь на всех этих данных в другой статье, при рассмотрении явления, известного в генетике под именем полимерии.)

Сходные с рассматриваемыми отношения показывает и табл. 2, где приведены данные по 5 разным видам пшеницы.

Бросается, однако, в глаза, что размах варьирования продолжительности фаз развития колоса, несмотря на видовые различия сравниваемых форм, менее широк, чем у рассмотренных экотипов мягкой пшеницы.

Большее число образцов при большем разнообразии происхождения, вероятно, расширило бы размах варьирования, но и теперь уже можно видеть, что динамика развития колоса пшеницы не имеет видовых различий: между экотипами одного вида разница может быть значительно больше, чем между видами.

Следует отметить еще своеобразие однозернянки 23032. 1-я фаза у нее затянулась будто бы до 26 дней. По всей видимости, трех недель оказалось недостаточно для яровизации этого экотипа, и он дояровизовывался еще после 22 мая. Без соответствующей проверки нельзя сказать, какова здесь длительность 1-й фазы. Но дальше развитие пошло очень быстро, как у самых быстрых экотипов мягкой пшеницы (табл. 1): через 9 дней показались уже пыльниковые бугорки. Однако следующая фаза, развитие тычинок, снова пошла очень медленно, вдвое медленнее, чем у остальных форм.

Подведем общий итог. В развитии пшеницы имеются периоды, фазы, когда определяются (детерминируются) элементы колоса, слагающие урожай: число колосков, число цветков, здоровая структура половых клеток, от которой зависит в немалой степени озерненность колоса; далее следует не описанный здесь период налива зерна.

Эти детерминационные фазы и должны быть положены в основу определения сроков подкормки, полива и других воздействий на пшеницу в целях поднятия ее урожайности. Сроки воздействия необходимо выбирать такие, чтобы условия, требующиеся для наилучшего прохождения данной фазы, были удовлетворены уже к ее началу. Например, одну из подкормок пшеницы необходимо выполнить с таким расчетом, чтобы к началу световой стадии она дошла до верхушки стебля; когда это проделывают только ко времени видимого на-глаз выхода в трубку, воздействия на число колосков в колосе уже не будет. Водою пшеница должна быть обеспечена каждый день световой стадии в полной мере, иначе число колосков выйдет сниженным.

На более поздних фазах развития колоса я здесь не останавливаюсь, так как изучение их еще не доведено до конца. Но и сказанного, думается мне, достаточно, чтобы предлагаемый путь определения сроков подкормки и поливов пшеницы признать вполне целесообразным. Можно сказать, на основе изложенного, в еще более общей форме: изучая растение физиологически, биохимически, морфологически и т. д., необходимо считаться не только со стадийностью (а в пределах стадий с возрастностью), но и с дробными фазами органообразования, отчасти описанными в этой статье. В особенности большое внимание биохимика и физиолога должны привлечь к себе подготовительные фазы детерминационных периодов в органообразовании.

Академия Наук СССР и УССР

Поступило
13.V.1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Еременко, Сборник «Памяти акад. В. Н. Любименко», АН УССР и Доклады АН СССР, 1938.
2. Лысенко Т. Д., Работы по стадийности развития растений.
3. Сапегин А. А., Доклады АН СССР, 3, 1938 и 1939.
4. Станков, Химизация соц. земледелия, 1938.
5. Bell, Journ. Agr. Sci., 26, 1936.
6. Bonnet, Journ. Agr. Res., 53, 6, 1936.
7. Goldschmidt, Physiological Genetics, New York, 1938.

8. Harder, Nachr. v. d. Ges. d. Wiss. zu Göttingen VI, Biol., N. F. 1, 2, 1934.
9. Roelofs, Phenot. and genot. eversporting varieties, S. Gravenhage, 1937.
10. Schröder, Jahrb. f. wiss. Bot., 79, 1934.
11. De Vries, Vol. jub. Soc. Biol., Paris, 1899.
12. Diels, Jugendformen im Pflanzenreich, 1905.

A. A. SAPEHIN. CRITICAL PHASES IN THE DEVELOPMENT OF WHEAT AS DETERMINING FACTORS IN SETTING THE DATE FOR FERTILIZING AND IRRIGATION

SUMMARY

1. In the development of wheat there are critical periods or phases, during whose elements of the spike that decide yield — e. g. number of spikelets, number of flowers, healthy structure of the reproductive organs on which depends in no small measure the number of kernels produced by a spike — are determined.

2. When studying wheat morphologically, physiologically, or biochemically, it is necessary to take into account these critical phases in its development.

3. The laying down of axillary buds (the basis of tillering) in each given shoot of wheat ceases at the beginning of the light stage; that of the leaf rudiments — at the beginning of the elongation of the growing point.

4. In wheat there is a sharp crisis in formative processes about the time of the end of the light stage (laying down of reproductive organs, beginning of shooting stage, marked change in the rate of elongation of the spike, cessation of laying down of spikelets).

5. The duration of analogous phases in different species does not differ, but in different ecotypes may (a) be different and (b) combine in various modes.

Consequently, the segregating out of early and late forms may often be expected even from crossing two varieties in which the vernalization stage and the subsequent period prior to heading are respectively of the same length.

6. Critical phases in the development of wheat should also be taken into account in setting the dates for fertilizing, irrigation, and other measures designed to increase yield. The dates should be so chosen that the optimum conditions for any given phase are provided at the very beginning of that phase.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

К. С. МИРОЛЮБОВ

ИЗУЧЕНИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ СТАДИЙНОГО РАЗВИТИЯ ЛЬНА ПРИМЕНИТЕЛЬНО К ПРАКТИКЕ СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА

Представлено академиком **А. Н. Бахом**

Практическое применение ко льну теории стадийного развития акад. Т. Д. Лысенко наталкивается на недостаточную изученность особенностей стадийного развития этой культуры.

Яровизация льна как агроприем для повышения его урожайности до последнего времени не стала достоянием широкой практики. Попытки применить ее в хозяйственных условиях очень часто оканчивались неудачей, а в условиях вегетационных опытов получались противоречивые данные.

В то же время можно думать, что яровизация, основанная на правильной методике, дает эффект на многих культурах и должна дать его также и на льне.

Поэтому мы считали необходимым пересмотреть прежнюю методику яровизации льна, применявшуюся с 1932 г. как в Институте льна (П. Усова, 1934), так и в Институте растениеводства (Бельденкова, 1939) и основанную на воздействии на наклюнувшиеся семена в смеси с опилками низкими температурами 4—6° в течение 7—10 дней.

Другие исследователи вопроса о яровизации льна [Голицинский и Годнев (1935) и Булгакова (1937)] в своих работах также исходили из принципа положительного влияния низких температур на лен. Однако необходимость низких температур для прохождения стадии яровизации у льна-долгунца никем до сих пор не доказана. Кроме того, проведение яровизации в хозяйственных условиях показало, что при больших количествах семян трудно выдерживать в них указанную температуру в 4—6°, так как в весенние теплые дни температура воздуха достигает 5—10°. Вследствие этого семена при этой методике яровизации не гарантированы от порчи из-за перерастания.

Отсюда возникает вопрос, оказывает ли низкая температура в 4—6° более благоприятное влияние на прохождение стадии яровизации и образование урожая льна-долгунца по сравнению с относительно высокой температурой в 10° и выше.

Для решения этого вопроса мы провели в 1937—1939 гг. вегетационные опыты с выращиванием растений, подвергавшихся воздействию различных температур.

Опыт первый. В этом опыте воздействию низких температур в 3,5—6° подвергались наклюнувшиеся семена в течение 12 дней. По истечении этого срока семена были высеяны 9.VII в сосуды с почвой.

Одновременно были посеяны контрольные сосуды обычными сухими семенами, а также намоченными, которые, находясь при комнатной температуре, к моменту посева наклюнулись в течение 1,5 суток. За время роста растений до цветения температура в вегетационном домике не опускалась ниже 10°. Опыт проведен с тремя сортами: 1288_{12}, Прядильщик и 1587_{1}.

Наблюдения за временем появления всходов и цветения показали следующее (табл. 1):

Таблица 1

Динамика всходов в % от числа высеянных семян и начало цветения растений первого опыта

Варианты	1—2-й день	3-й день	4-й день	10-й день	Начало цветения
1288_{12}					
Контроль (обычные семена)	—	—	92	98	21.VIII
Наклюнувшиеся семена при комнатной температуре в течение 1,5 суток	—	28	96	96	18.VIII
Семена, выдержанные на низких температурах 12 дней	23	84	92	98	17.VIII
1587_1					
Контроль (обычные семена)	—	—	72	90	24.VIII
Наклюнувшиеся семена при комнатной температуре в течение 1,5 суток	—	10	82	94	21.VIII
Семена, выдержанные на низких температурах 12 дней	—	32	94	98	19.VIII

У сорта 1288_{12} намоченные семена взошли на один день раньше сухих семян, но цветение наступило раньше на 3 дня. Семена, подвергавшиеся воздействию низкой температуры, взошли на 3 дня раньше, а растения зацвели раньше на 4 дня. У сорта 1587_1 семена, намоченные и подвергавшиеся воздействию низкой температуры, взошли одновременно, но растения из первых зацвели на три дня, а из вторых на 5 дней раньше контрольных растений. Следовательно, ускорение цветения заметно превышает ускорение всходов у обоих вариантов. Это показывает, что стадийные процессы яровизации проходят в семенах и при комнатной температуре.

Данные о росте и урожае растений (табл. 2) показали, что воздействие низких температур на наклюнувшиеся семена не дало положительного эффекта по сравнению с растениями, проходившими все развитие при относительно высокой температуре в 10° и выше.

Таблица 2

Данные по длине стеблей и урожаю растений первого опыта

Сорта	№ вариации	Длина стеблей при уборке в см		Вес в граммах на сосуд			
		общая	техн.	сырой массы	воздушно-сухой массы	соломки	семян
1288_{12}	1	110,3	86,3	71,9	24,3	17,0	4,4
	2	111,7	88,0	74,6	26,7	18,8	4,8
	3	101,5	72,5	64,3	21,3	14,8	3,9
Прядильщик	1	118,8	97,2	78,2	24,9	18,4	3,8
	2	122,1	104,5	81,1	25,8	20,1	4,0
	3	117,6	93,8	77,2	25,3	18,5	4,2
1587_1	1	131,7	108,6	90,1	29,0	22,2	3,5
	2	124,7	101,6	89,8	27,9	21,1	3,9
	3	127,9	106,1	88,0	29,1	22,5	3,9

Таким образом этот опыт убеждает в том, что для прохождения стадии яровизации и получения большего урожая льна-долгунца воздействие температурами ниже 10° на наклюнувшиеся семена не дает никакого преимущества.

Опыт второй. Так как ослизненная оболочка семян льна при намачивании во время яровизации представляет благоприятную среду для развития различных микроорганизмов, которые могут своими выделениями повлиять на зародыш семени и на развивающееся из него впоследствии растение, то для устранения указанного обстоятельства опыт был проведен с посевом всех вариантов обычными сухими семенами. Сорт Прядильщик — посев произведен 5.VII. Контрольные сосуды оставались все время в вегетационном домике, где температура не опускалась ниже 10°. Другая часть сосудов через два дня после посева (7.VII), когда чуть показались из земли ростки, была помещена в холодильную камеру с температурой в 2—9° на 9 дней.

Так как за время пребывания этих растений на холоду контрольные растения при обычных высоких температурных условиях значительно выросли, то были необходимы в конце пребывания их на холоду еще такие контрольные растения, которые, будучи одинаковыми по размерам, отличались бы только температурными условиями своего развития за это время.

С этой целью в конце пребывания растений в холодильной камере были засеяны вторые контрольные сосуды и поставлены при обычных высоких температурных условиях в вегетационном домике. Когда вновь посеянные контрольные растения сравнялись по росту и внешнему виду с растениями, находящимися в холодильнике, последние были перенесены 16.VII в вегетационный домик к первым и все растения продолжали дальнейший рост и развитие в совершенно одинаковых условиях.

Весьма показательны данные по динамике роста и началу цветения растений этого опыта (табл. 3). Растения 2-го варианта, находившиеся на низких температурах в течение 9 дней, по сравнению с контрольными растениями 1-го варианта заметно отстали в росте, а также и в цветении (на 8 дней) и по сравнению с контрольными растениями 3-го варианта, посеянными в конце пребывания их на низких температурах, ускорили цветение всего лишь на 3 дня, а нисколько не обогнали их в росте. Это говорит о том, что продолжительность стадии яровизации у льна-долгунца очень невелика.

Таблица 3

Динамика роста и начало цветения растений второго опыта с воздействием низких температур в начале всходов

№ п. п.	Варианты	Время сева	Рост растений, в см					Начало цветения
			17.VII	28.VII	8.VIII	1.IX	27.X при уборке	
1	Контроль (обычный)	5.VII	3,8	16,2	40,9	87,7	96,3	13.VIII
2	Воздействие в начале всходов температурой от 2 до 9° 9 дней	5.VII	0,87	7,9	26,6	82,2	90,9	21.VIII
3	Контроль с посевом в конце опыта 2-го варианта	13.VII	0,83	6,4	24,5	81,0	92,8	24.VIII

Аналогичный характер имеют и урожайные данные (табл. 4).

У контрольных растений как 1-го, так и 3-го вариантов, произраставших все время при температуре, не опускавшейся ниже 10°, урожай, особенно соломки, получен больше, чем у растений 2-го варианта, испытавших воздействие низких температур.

Следовательно, и этот опыт показывает, что для прохождения стадии яровизации и образования наибольшего урожая льна-долгунца температуры ниже 10° не имеют никакого преимущественного значения по сравнению с температурами выше 10°.

Таблица 4

Данные урожая растений второго опыта с воздействием низких температур в начале всходов

№ п. п.	Время сева	Вес в граммах на сосуд				% выхода волокна
		сырой массы	воздушно-сухой массы	соломки	семян	
1	5.VII	51,3	19,0	12,9	3,2	20,2
2	5.VII	45,1	16,1	10,4	3,1	19,65
3	13.VII	56,8	19,0	12,8	3,5	19,04

Из приведенных данных этих двух опытов мы приходим к заключению, что яровизацию льна-долгунца с успехом можно проводить не при низких температурах в 4—6°, а при относительно высокой температуре в 10—12°, что в практических условиях весною более осуществимо.

Другим основным моментом методики яровизации является продолжительность ее. Для более точного определения продолжительности стадии яровизации льна-долгунца нами проведен следующий опыт. Семена льна высеяны в сосуды 4.VI. Часть сосудов в качестве контрольных оставалась в вегетационном домике в условиях середины лета при температуре, не опускающейся ниже 10°. Через 12 час. после посева, в течение которых семена успевают впитать в себя воду и тронуться в рост, другая часть сосудов была помещена для яровизации в холодильную камеру с температурой в 0,5—9,5° на 15 дней.

Через семь дней, II.VI, засеяны другие сосуды и также через 12 час. поставлены в вышеуказанную холодильную камеру на срок 8 дней. Температура камеры 2.5—9,5°. И те и другие сосуды, находившиеся в холодильной камере 20 июня, когда у них показались всходы, были выставлены в вегетационный домик на свет и высокую температуру.

За 12 час. до выставления их из холодильной камеры были посеяны контрольные сосуды 4-го варианта с тем расчетом, чтобы с началом прохождения световой стадии яровизированных растений совпало начало прохождения стадии яровизации контрольных. Запоздание в развитии (в цветении) этих контрольных растений по сравнению с яровизированными должно показать продолжительность стадии яровизации.

Полученные данные (табл. 5) показали следующее: растения второго и третьего вариантов, яровизированные в почве в течение 8 и 15 дней при температуре от 0,5 до 9,5° и начавшие световую стадию в то время, когда растения 4-го варианта приступили к прохождению стадии яровизации, ускорили свое цветение по сравнению с последними на 2—6 дней.

Следовательно, продолжительность прохождения стадии яровизации у льна-долгунца укладывается в этот срок. Правильность этого заключения подтверждается и данными по ускорению цветения от яровизации, полученными в приведенных выше первых двух опытах, а также многочисленными данными опытов по яровизации льна-долгунца, проведенных исследователями в разных научно-исследовательских учреждениях, говорящих о том, что от яровизации льна цветение ускоряется в подавляющем большинстве на 2—3 дня, реже на 4—5 дней.

Отсюда ясно, что яровизацию льна следует проводить не только при относительно высокой температуре в 10—12° вместо принятой до сих пор в 4—6°, но также продолжительность ее вместо 10 дней сократить до 5—6 дней. Эти условия и были положены в основу новой методики яровизации льна, разработанной нами. [5].

Для лучшей рассыпаемости намоченных при яровизации семян употреблявшиеся с этой целью до сих пор, как примесь, опилки мы заменили фосфоритной мукой или порошкообразным торфом.

Таблица 5

Влияние яровизации на развитие и урожай льна-долгунца

№ п. п.	Варианты	Время сева	Время появления всходов	Время цветения	Ускорение цветения по сравнению с 4-м вар., в днях	Число дней от появления всходов до цветения	Рост растений в см: 1.VII	16.VII	8.VIII	22.IX (при уборке)	Продуктивная длина в см	Диаметр в мм	Вес в граммах на сосуд: воздушно-сухой массы	соломки	семян
1	Контроль (обычный)	4.VI	9.VI	12—18.VII		33—39	22,8	75,9	83,2	86,8	63,6	1,54	16,05	9,57	3,09
2	Яровизация в почве при 0,5—9,5° 15 дней	4.VI	20.VI	25—28.VII	2—6	35—38	3,6	36,4	94,6	100,3	74	1,53	15,95	9,93	3,33
3	Яровизация в почве при 2,5—9,5° 8 дней	11.VI	20.VI	24—28.VII	3—6	34—38	5,1	35,6	99,1	99,3	79,6	1,48	14,6	9,15	3,3
4	Контроль с посевом в конце яровизации 2-го и 3-го вариантов	19.VI	21—22.VI	27.VII—3.VIII	0	36—41	3,0	33,6	102,0	105	85	1,66	18,65	12,16	4,07

Таблица 6

Влияние длины дня в первые дни жизни льна-долгунца на развитие и урожай. Сорт Прядильщик. Опыт 1939 г.

№ п. п.	Варианты	Время цветения	Замедление цветения по сравнению с контролем в днях	Длина растений в см: общая (при уборке 23.IX)	продуктивная	Диаметр в мм	Вес в граммах на сосуд: воздушно-сухой массы	соломки	семян	% выхода волокна
1	Контроль	19—24.VII		89,5	62,5	1,42	8,86	4,88	1,58	17,4
2	Один 8-часовой день после всходов	17—24.VII	0	92,8	69	1,43	8,09	4,72	1,43	17,8
3	То же 2 дня	20—24.VII	0	92,9	67,4	1,45	8,32	5,25	1,42	17,9
4	„ 3 „	18—23.VII	0	90,5	67,9	1,37	7,49	4,39	1,36	17,2
5	„ 5 дней	17—22.VII	0	97,0	74,0	1,39	8,4	4,92	1,49	18,6
6	„ 6 „	19—23.VII	0	103,4	78,7	1,59	10,17	5,74	1,56	—
7	„ 7 „	20—25.VII	1	102,9	76,9	1,5	9,97	5,74	1,75	18,4
8	„ 9 „	21—27.VII	2	100,8	76,6	1,53	10,91	6,68	1,70	17,6
9	„ 12 „	22—25.VII	3	101,2	79,0	1,69	10,23	6,29	1,68	19,01

Действительно, яровизация льна, успешно проведенная по указанной, значительно упрощенной, методике в 1939 г. в 33 колхозах разных районов 13 областей льноводной зоны на общей площади 15,53 га, дала в подавляющем большинстве случаев повышение урожая.

Из 33 опытов получено снижение урожая соломки только в четырех и семян в одном опыте, в остальных же опытах получено в разной мере повышение. Средний процент повышения урожая из всех опытов выражается по соломке на 13 и по семенам на 18.



Лен, посеянный обычными семенами и выращенный при t° не ниже 10°. Растения слева направо: 1 — контрольные (посев 4. VI); 2 — яровизированные в начале всходов 15 дней (посев 4.VI); 3 — контрольные с посевом в конце яровизации второго варианта (19.VI). (Растения сфотографированы при созревании перед уборкой)

Возвращаясь к последнему рассмотренному опыту, следует отметить увеличение длины растений и урожая 4-го варианта по сравнению со всеми другими вариантами. Если обратить внимание на число дней от появления всходов до цветения по вариантам, то у 4-го варианта этот период несколько больше, чем у других. Видно, что во второй половине лета в условиях сокращающегося дня даже незначительное укорочение продолжительности дня вызвало замедление цветения и соответственно увеличение длины растений (см. фиг.) и урожая. В данном случае изменение светового режима сказалось на урожае более рельефно, чем различие в температурных условиях при прохождении стадии яровизации.

Однако из данных этого опыта остается открытым вопрос, с каким периодом жизни связана положительная отзывчивость растения на укороченный день?

Не приходится сомневаться, что лен-долгунец как растение длинного дня на непрерывном освещении при соответствующих условиях максимально ускоряет развитие и созревание. Но как отражается ускорение или замедление прохождения световой стадии у льна-долгунца на урожай, этот вопрос до сих пор еще не изучен.

Для решения этого вопроса мы провели опыты по определению: а) влияния длины дня в первые дни жизни растения, б) продолжительности световой стадии и в) влияния удлинения и укорочения дня в период прохождения световой стадии льна.

Указанные опыты проведены в середине лета 9 июня с посевом, когда температура не опускалась ниже 10° и была наиболее благоприятная для быстрого прохождения процессов развития. В опыт взяты три сорта: Прядильщик, 1587_1 и И-2. В виду сходства полученных результатов по всем сортам данные приводятся только по одному сорту.

а) Влияние длины дня в первые дни жизни растения изучалось на группах растений, которые с момента появления всходов с 13 июня находились на 8-часовом (с 8 до 16 час.) дне в течение разного времени (1, 2, 3, 5, 6, 7, 9 и 12 дней), а после этого поступали на естественный день и находились в этих условиях вплоть до созревания и уборки.

Результаты опыта (табл. 6) показали, что пребывание на 8-часовом дне в течение первых 6 дней не вызывает замедления цветения. Следовательно, лен-долгунец, будучи растением длинного дня, в начальный период жизни не нуждается в длинном дне, вполне довольствуясь укороченным 8-часовым днем.

Лишь позже этого срока появляется отзывчивость на длину дня. Пребывание на 8-часовом дне в течение 7 и больше дней замедляет цветение и вызывает удлинение стебля и повышение урожая (воздушно-сухой массы, соломки и семян),

Таблица 7

Данные опыта по определению продолжительности световой стадии льна-долгунца. Сорт И-2. Опыт 1939 г.

№ п. п.	Варианты	Время пребывания на полном дне	Время цветения	Замедление цветения в днях по сравнению с контролем	Число дней от появления всходов до цветения	Рост растений в см: 2.VII	30.VII	20.VIII	27.IX (при уборке)	Продуктивная длина в см	Диаметр в мм	Вес в граммах на сосуд: воздушно-сухой массы	соломки	семян
1	Контроль	Все время	20.VII	—	37	12	88	93	99	74	1,87	10,6	6,26	2,28
2	8-часовой день	0	20.VIII	31	68	4	22	54	94	81	1,56	3,26	3,24	0,02
3	8-часовой день после 1 дня по появлении всходов . . .	13.VI	19.VIII	30	67	5	26	57	92	70	1,57	3,6	3,33	0,02
4	То же после 3 дней	13—15.VI	17.VIII	28	65	5	27	59	99	82	1,51	4,18	3,97	0,02
5	„ „ 5 „	13—17.VI	18.VIII	29	66	6	30	62	92	80	1,53	3,59	3,4	0,01
6	„ „ 7 „	13—19.VI	15.VIII	26	63	8	34	75	91	86	1,47	4,51	4,05	0,14
7	„ „ 9 „	13—21.VI	10.VIII	21	58	7	30	64	88	77	1,54	3,73	3,09	0,15
8	„ „ 13 „	13—25.VI	8.VIII	19	56	8	34	69	95	76	1,57	5,58	4,42	0,28
9	„ „ 15 „	13—27.VI	20.VII	0	37	14	46	71	76	59	1,50	4,09	3,35	0,32
10	„ „ 17 „	13—29.VI	20.VII	0	37	15	51	62	67	50	1,48	3,17	2,56	0,27
11	„ „ 19 „	13.VI—1.VII	20.VII	0	37	17	61	70	79	54	1,53	3,82	2,94	0,47
12	„ „ 23 „	13.VI—5.VII	20.VII	0	37	16	62	67	71	57	1,42	3,56	2,62	0,54

Таблица 8

Влияние удлинения и укорочения дня в период прохождения световой стадии льна на урожай. Сорт 1587_1. Опыт 1939 г.

№ п. п.	Варианты	Время проведения опыта	Время цветения	Замедление цветения в днях по сравнению с контролем	Число дней от появления всходов до цветения	Рост растений, в см: 2.VII	30.VII	20.VIII	23.IX (при уборке)	Продуктивная длина, в см	Диаметр, в мм	Вес, в граммах на сосуд: воздушно-сухой массы	соломки	семян
1	Контроль (естественный день)		21.VII		38	8	82	97	99	75	1,51	8,04	5,48	1,36
2	Удлиненный день в течение 25 дней	13.VI—7.VII	21.VII	0	38	6	89	92	97	70	1,51	8,08	5,18	1,55
3	Укороченный 12-часовой день в течение 25 дней	13.VI—7.VII	27.VII	6	44	8	81	106	116	96	1,6	9,17	6,47	1,63
4	12-часовой день	весь вегетац. пер.	1.VIII	10	48	8	65	109	113	86	1,55	8,02	6,17	1,12

а также увеличение продуктивной длины, толщины стебля и процента выхода волокна.

б) Продолжительность световой стадии. Известно, что скорость прохождения ее у льна подвержена влиянию температуры и длительность ее выражается, примерно, около 21 дня. Для более точного определения продолжительности и скорости прохождения световой стадии льна-долгунца нами было взято несколько групп растений, которые выдерживались с момента появления всходов в течение разного времени (1, 3, 5, 7, 9, 13, 15, 17, 19 и 23 дней) на естественном дне, после указанного срока поступали на 8-часовой день и находились в этих условиях вплоть до созревания и уборки.

На ряду с ними были контрольные растения, находившиеся все время в обычных условиях, и растения, находившиеся все время на 8-часовом дне.

Результаты опыта (табл. 7) показали, что варианты, пробывшие на полном дне в течение 15 дней и больше, находясь впоследствии на укороченном дне, зацвели одновременно с контрольными растениями. Следовательно, при благоприятных условиях, т. е. высокой температуре лета, световая стадия льна проходит с момента появления всходов в течение 15—17 дней. Все остальные варианты, находившиеся на полном дне меньше 15 дней, впоследствии на укороченном дне зацвели позже контроля. Растения, находившиеся все время на 8-часовом дне, также зацвели и образовали семена, но период от появления всходов до цветения у них увеличился в два раза по сравнению с контрольными растениями.

В этом опыте обнаружилась весьма интересная картина в отношении скорости прохождения световой стадии в разные дни. Ускорение цветения растений, находившихся на полном дне в течение разных, но постепенно возрастающих сроков, по сравнению с цветением растений 8-часового варианта не пропорционально времени пребывания на полном дне. Это ускорение от пребывания на полном дне в течение первых 5—7 дней почти незаметно, что находится в полном согласии с данными предыдущего опыта, затем постепенно и прогрессивно возрастает, принимая в последние два дня критический характер. Так, у сорта И-2 пребывание на полном дне в течение первых 5 дней ускорило цветение всего лишь на 2 дня, от 5 до 7 дней ускорило цветение еще на 3 дня, от 7 до 9 дней ускорило еще на 5 дней, от 9 до 13 дней еще на 2 дня, а последние два — от 13 до 15 дней — ускорило цветение сразу на 19 дней. Та же закономерность найдена и на сорте Прядильщик, который в течение первых 5 дней нисколько не ускорил цветения, а в последние два дня от 13 до 15 дней ускорил на 21 день. Сорт 1587_1 в течение первых 9 дней не реагировал на длину дня, а в последние два дня (от 15 до 17 дней) ускорил цветение на 11 дней.

Данные по росту показывают, что лен во время прохождения световой стадии растет очень медленно. В конце прохождения световой стадии (2.VII), т. е. за 20 дней с момента появления всходов, контрольные растения имели рост всего 12 см. Эти данные опровергают имеющиеся в литературе утверждения о том, что якобы интенсивный рост льна происходит при прохождении 2-й (световой) стадии [2].

Анализ данных по росту показывает, что только после прохождения световой стадии начинается и происходит наиболее интенсивный рост. У контрольных растений, начиная с 2 июля, когда прошла световая стадия, до 30 июля, т. е. за 28 дней, рост увеличился на 75 см.

При этом обращают на себя внимание две группы опытных растений. С одной стороны, растения вариантов под № 9—12, поступивших на укороченный день после полного прохождения световой стадии, и, с другой стороны, вариантов под № 3—8, поступивших на укороченный день с неполным прохождением световой стадии.

Растения первой группы и на укороченном дне созрели одновременно с контрольным вариантом, но рост у них шел медленно и скоро приостановился, вследствие чего длина растений при созревании была немногим больше половины длины контрольных.

Растения второй группы на укороченном дне росли еще медленнее, но рост у них продолжался долго, и к моменту уборки почти догнали по длине контрольные растения.

Отсюда ясно, что после прохождения световой стадии льну для быстрого роста и образования длинного стебля и возможно большего урожая необходим длинный день. Укороченный день после прохождения световой стадии отрицательно отразился и на диаметре стеблей. Недостаточная продолжительность дневного освещения в этот период резко снижает урожай, особенно семян. Если у растений указанной первой группы, поступивших на укороченный день после прохождения световой стадии, урожай соломки снизился, примерно, в 2 раза, то в отношении урожая семян снижение доходит до 4—7 раз по сравнению с контролем.

в) Влияние длины дня при прохождении световой стадии на урожай льна. Чтобы изучить его, наряду с контрольными растениями, находящимися на естественном дне, одной группе растений с момента появления всходов ежедневно удлинялся день искусственным светом с 22 ч. до 1 ч. ночи в течение 25 дней, другой группе в это же время давался укороченный 12-часовой день (с 8 до 20 час.) и третья группа находилась все время на 12-часовом дне.

Из данных опыта (табл. 8) видно, что искусственное удлинение дня в период прохождения световой стадии не вызвало ускорения цветения по сравнению с контрольными растениями, находившимися на естественном дне. Следовательно, длина дня в 18 часов обеспечивает максимально быстрое прохождение световой стадии льна. Однако остается открытым вопрос, какова та наименьшая длина дня, которая обеспечивает максимально быстрое прохождение световой стадии льна.

Укороченный 12-часовой день в период прохождения световой стадии вызвал замедление цветения у растений 3-го варианта на 6 дней и 4-го варианта на 10 дней. Следовательно, при этой длине дня световая стадия не успевает проходить в 25 дней, а растягивается несколько дольше.

Удлинение или укорочение дня во время прохождения световой стадии не сказывается на росте растений в этот период. Как показывает измерение растений в конце опыта (2.VII), т. е. в конце прохождения световой стадии, рост льна в этот период почти не зависит от длины дня. Однако влияние длины дня в этот период резко сказывается на последующем росте.

Удлинение дня вызывает уменьшение как общей, так и продуктивной длины стебля, а также и урожая в различной мере у различных сортов. Укорочение дня, наоборот, вызывает значительное увеличение общей и продуктивной длины стебля, диаметра его и урожая как соломки, так и семян. Благотворное влияние укороченного дня при прохождении световой стадии на урожайность льна, следовательно, не вызывало никаких сомнений.

Таким образом в подтверждение и дополнение к выводу, сделанному из предыдущих двух опытов о влиянии длины дня в первые дни жизни и после прохождения световой стадии льна, можно сказать, что для образования большей длины стебля и большего урожая льну нужен во время прохождения световой стадии короткий день, а после прохождения световой стадии обязательно длинный день.

Заключение

Лен с успехом проходит стадию яровизации при относительно высокой температуре в 10° и выше. Воздействие температур в 4—6° на наклюнувшиеся семена или в начале всходов льна не оказывает более благоприятного влияния на рост и развитие, а также образование урожая, по сравнению с температурой в 10° и выше.

Продолжительность стадии яровизации у льна сравнительно небольшая и укладывается в 2—6 дней. Поэтому в практических целях яровизацию льна

вместо 10 дней при 4—6° можно с успехом проводить при 10—12° в течение 5—6 дней.

Замедление прохождения световой стадии под влиянием укороченного дня повышает длину стебля и урожай. Поскольку лен для образования большего урожая в воздействии низких температур не нуждается, а при раннем сроке сева и при яровизации даст больший урожай, то мы склонны на основании вышеизложенных данных объяснить это повышение урожая тем, что яровизированный лен, а также лен раннего сева всходят на несколько дней раньше, и используют более короткие дни весны для замедленного прохождения световой стадии, что и влечет за собой образование большего урожая.

Можно полагать, что прохладная температура весны оказывает свое влияние в этом же направлении, т. е. на ряду с короткими днями замедляет прохождение световой стадии и тем вызывает повышение урожайности.

Поскольку яровые зерновые культуры имеют много общих свойств по биологии развития со льном, можно предположить, что получение большего урожая как при раннем сроке сева, так и от яровизации этих культур тоже объясняется растянутым прохождением световой стадии. Отсюда вытекает рабочая гипотеза, что все растения длинного дня для образования большего урожая нуждаются при прохождении световой стадии в коротких днях весны, а после прохождения световой стадии — в длинных днях лета.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт льна

Поступило
13.V.1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Бельденкова А. Ф., Что может дать яровизация льна для селекции, 74-е приложение к Трудам по прикл. бот., ген. и сел., 1935.
2. Бельденкова А. Ф., Особенности стадийного развития различных форм льна, Сов. ботаника, № 4, 1939.
3. Булгакова П., К вопросу о сокращении вегетационного периода льна-долгунца, Известия научного ин-та им. П. Ф. Лесгафта, т. XX, вып. 2, 1937.
4. Голицинский Д. А. и Годнев Т. Н., К вопросу о яровизации льна, Труды Белорусского с.-х. ин-та, т. I, 1935.
5. Миролюбов К. С., Лен и конопля, № 3, 1940.
6. Усова П., Яровизация льна, Лен и конопля, № 3, 1934.

K. S. MIROLYUBOV. A STUDY OF THE PHYSIOLOGICAL PECULIARITIES OF THE PHASIC DEVELOPMENT OF FLAX AS RELATED TO PRACTICAL AGRICULTURE

SUMMARY

On the basis of the data obtained from our investigations of the phasic development of fiber flax, we have drawn the following conclusions:

Flax successfully passes through the vernalization stage at the relatively high temperature of 10° C. or even higher. Treating germinating seeds or young seedlings of flax with a temperature of 4°—6° C. does not produce a more favorable effect on growth, development, and yield than does treatment with a temperature of 10° C. or higher. The vernalization stage in flax is comparatively short, being not over 2—6 days in duration. Hence, flax may be vernalized in 5—6 days at 10—12° C, instead of in 10 days at 4—6° C.

Retardation of the process of passing through the light stage under conditions of a short day increases stem length and yield. Since flax, in order to give high yields, does not require low temperature, but, nevertheless, under conditions of early sowing and vernalization, does give higher yields, we are inclined, on the basis of the above data, to explain this increase in yield as follows: vernalized flax

or flax sown very early sprouts several days earlier than flax that has not been vernalized or that has been sown later, and it apparently utilizes the shorter days of early spring to pass slowly thorough the light stage. This slowness in passing through the light stage results in a high yield. Presumably, the cool temperature of spring acts in the same direction, together with the short days retards the process of passing through the light stage and induces an increase in yield.

Since spring grain crops have many features in common with flax as regards the biology of development, it may be assumed that both big yields of flax, when early sowing or vernalization is practised, and big yields of late varieties of grain crops may be explained by the fact that the light stage is passed through slowly. Hence, there follows the working hypothesis that all long-day plants, in order to produce high yields, require during the light stage, the short days of spring and, once having passed through the light stage, the long days of summer.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

П. А. ГЕНКЕЛЬ и С. С. КОЛОТОВА

О ПРЕДПОСЕВНОМ ПОВЫШЕНИИ СОЛЕУСТОЙЧИВОСТИ

Представлено академиком **А. Н. Бахом**

В работах по предпосевному закаливанию растений к засухе нам удалось показать, что путем предпосевной обработки завяданием (высушиванием) удается повысить засухоустойчивость (1934, 1935 и 1936), а частично и морозоустойчивость растений (1938).

Поскольку основным теоретическим положением в этих работах явилась мысль о крайней реагентности плазмы семян в фазу наклевывания к ряду воздействий, то совершенно естественно возникло предположение о возможности повышения солеустойчивости растений путем предпосевной обработки.

Решение этого вопроса дало бы в руки социалистического земледелия метод повышения урожая на засоленных почвах. Мы должны подчеркнуть, что подобный метод явился бы только одним из звеньев всего комплекса агротехнических мероприятий по освоению засоленных почв.

В литературе нам не удалось найти подобной постановки вопроса, за исключением работы Гущина (1938). В этой работе автор прежде всего ставит вопрос о возможности закаливания вегетирующего растения подобно тому, как это происходит при закаливании растений к морозу и засухе.

Гущину удалось показать, что при постепенном засолении происходит увеличение стойкости растений (пшеница, ячмень) к этому фактору по сравнению с растениями, засоленными в один прием. Необходимо отметить, что подобные же результаты были получены Баталиным еще в 1885 г.

Баталин в своих опытах с солянками отметил, что Spergularia media Pers. var. marginata Enzl., выращенная без солей, быстро погибала при введении значительных количеств хлористого натрия с поливной водой. Таким образом несомненно, что влияние приспособления растения к солям (закаливание) имеет большое значение в отношении повышения его солеустойчивости. В этой же работе Гущина отмечено, что в процессе закаливания уменьшается содержание воды, увеличивается количество углеводов, а также нарастает увеличение ксероморфности растения. Причину страдания растений при засолении в один прием автор видит в чрезмерном накоплении солей в растении при этом способе засоления. Действительно, как ему удалось показать в этом случае, ячмень содержал на 12—14% хлора больше, т. е. примерно в три раза превысил по этому признаку экземпляры, подвергавшиеся постепенному засолению. Таким образом, по данным Гущина, солевое закаливание снижает проницаемость плазмы или, вернее, повышает предел, при котором происходит прорыв непроницаемости, о чем говорит Рихтер (1927) в своей работе по солеустойчивости.

Особый интерес представляет та часть работы Гущина, в которой он подходит к разработке методов предпосевного воздействия на растения для повышения его солеустойчивости. Автор применял следующие методы предпосевной обработки семян: яровизацию, проращивание в воде, проращивание 2-дневное в 0,1 мол. NaCl и закаливание по Генкелю и Колотовой. Обработанные семена высевались в сосуды, засоленные 0,25 мол. NaCl. Как видно из данных Гущина,

все виды обработки сказывались благоприятным образом на развитии растений и дали увеличенный по сравнению с контролем урожай. Особенно автор выделяет результаты, полученные от проращивания семян в воде. На этом основании он считает, что указанные воздействия повели лишь к снятию физиологического сопротивления засоленной почвы поступлению воды в растение на первых ступенях его развития. По его мнению, вышеперечисленные приемы закаливающего действия не дали.

Кроме упомянутой работы Гущина, в литературе нам удалось найти указание на возможность повышения солеустойчивости несколько иным путем, а именно, путем предпосевного намачивания семян хлопчатника в растворах бора (Новиков и Садовская, 1939).

При постановке своих опытов мы исходили из следующих соображений. Основным моментом, влияющим на солеустойчивость культурных растений, мы, вслед за Рихтером, считали проницаемость плазмы. Нам казалось правильным при повышении солеустойчивости культурных растений использовать один из тех путей, по которому пошло приспособление к избыточному засолению у галофитов. Известно, что галофиты по своему отношению к избыточному засолению делятся на три группы, а именно: 1) большая выносливость к повышенному содержанию солей в клетках; 2) выделение избытка солей и 3) малая проницаемость плазмы для солей.

Как мы уже отмечали, последний путь нам казался наиболее осуществимым при разработке методов повышения солеустойчивости растений.

Метод предпосевного закаливания мы считали не вполне пригодным для этой цели, так как, по нашим данным, предпосевное закаливание не снижает, а наоборот, повышает проницаемость плазмы (Колотова, 1936). В работе Володина (1936), выполненной в лаборатории Троицкого лесо-степного заповедника, установлено, что проницаемость плазмы у предпосевно закаленных растений в условиях засоления не остается одинаковой в течение вегетационного периода.

В первые фазы развития проницаемость у последних значительно превышает контроль, но, начиная с фазы колошения, она уже несколько ниже, чем у контроля. Это обстоятельство, повидимому, объясняет факт некоторого повышения урожая от предпосевного закаливания на наиболее засоленных солонцах (корково-столбчатый солонец).

По нашему мнению, таким методом мог быть только такой способ воздействия, который повлек бы за собой уменьшение поступления солей в растение.

Мы считали, что подобное действие на растение окажет предпосевная обработка наклюнувшихся семян гипертоническими растворами.

По нашему представлению, такое воздействие должно было повлечь за собою значительные изменения в строении протоплазмы и снижение поступления солей как конечный результат этих изменений.

Как видно из приводимых далее данных, это наше предположение получило полное подтверждение.

На основании указанных соображений, нами летом 1938 г. на Троицком лесо-степном заповеднике были заложены полевые опыты на сильно засоленных почвах (корково-столбчатый солонец и солонец-солончак) с пшеницей Мильтурум 0321.

Таблица 1

Всхожесть семян пшеницы Мильтурум 0321, в %

Схема опыта	% всхожести
Контроль	93
Закалено 0,3 мол. NaCl	79
„ 0,3 полного Вант-Гоффа	81
Обработано 1,0 мол. NaCl	84
„ полным раствором Вант-Гоффа	88

Опыт заложен в двойной повторности. Размер делянок от 25 до 50 м².

Варианты обработки семян нами были взяты следующие: во-первых, закаливание, которое проводилось трехкратным намачиванием в растворе 0,3 мол. NaCl или растворе 0,3 полного Вант-Гоффа с последующим высушиванием; во-вторых, солевое закаливание семян, для чего наклюнувшиеся семена выдер-

живались в течение 1 ча́са в 1 мол. растворе NaCl или в полном растворе Вант-Гоффа, после чего семена высушивались.

Обработанные и тем и другим способом семена имели несколько пониженную всхожесть по сравнению с контролем, но надо отметить, что солевая обработка гипертоническим раствором снижала всхожесть несколько меньше, чем закаливание с солями (табл. 1).

Нормы высева — 3 млн. семян на гектар, принимая в расчет всхожесть семян. Посев производился 3.V.1938 рядовой сеялкой через верхний высев на участке, вспаханном под зябь, прокультивированном и пробороновано́м весной. Вспашка коркового солонца производилась со столбами по способу, предложенному в работе Генкель с сотрудниками (1935). Предшествующей культурой была сахарная свекла.

Всходы контроля	9—10.V.1938
Всходы закаленных и обработанных гипертоническими растворами	7—8.V.1938
Уборка	13.VIII.1938

Результаты урожая приведены в табл. 2, а также на прилагаемой фигуре.

Таблица 2

Полевой опыт 1938 г. Урожай зерна пшеницы, в ц/га

Схема опыта	Солонец-солончак			Корковый солонец					
				1-я разность			2-я разность		
	в ц/га	среднее	в %	в ц/га	среднее	в %	в ц/га	среднее	в %
Контроль	7,38 7,10	7,24	100	9,05 8,27	8,66	100	9,05 8,43	8,74	100
Закалено 0,3 мол. NaCl	8,95 8,07	8,56	118	11,23 10,73	10,98	126	—	—	—
Закалено 0,3 полного Вант-Гоффа	9,10 9,70	9,40	129	11,76 11,24	11,50	131	—	—	—
Обработано 1,0 мол. NaCl	9,24 9,26	9,25	129	12,35 11,59	11,97	138	13,65 12,75	13,20	151
Обработано полным раствором Вант-Гоффа	9,73 9,47	9,60	132	12,35 11,89	12,12	140	13,98 13,22	13,70	155

Как видно из табл. 2, предпосевная обработка гипертоническими растворами привела к весьма значительному подъему урожая на сильно засоленных почвах. Особенно бросается в глаза благоприятное влияние подобной обработки наклюнувшихся семян по сравнению с семенами, предпосевно закаленными в растворах хлористого натрия и Вант-Гоффа.

Для выяснения, действительно ли оправдывается предположение относительно снижения поступления солей от вышеуказанной предпосевной обработки, нами зимою были поставлены опыты с проростками. Опыты ставились лишь с тем изменением, по сравнению с полевыми, что хлористый натрий брался химически чистый и растворы хлористого натрия и Вант-Гоффа были изоосмотичны. Определение осмотического давления полного раствора Вант-Гоффа было установлено криоскопически, а осмотическое давление хлористого натрия — по таблице, приведенной в книге Вальтера (1931). Обработанные семена переносились на раствор Кнопа.

Десятидневные проростки пшеницы Мильтурум 0321 шли в опыт, проводившийся следующим образом: 10 растений своими корневыми системами опу-

скались в 100 см³ раствора Вант-Гоффа (0,3 от полного) на 24 часа. Другая партия проростков погружалась в 100 см³ раствора метиленовой сини 1 : 100 000 на 2 часа и на 10 час. Хлор определялся по разности титрований азотнокислым сере-



Урожай пшеницы Мильтурум на корково-столбчатом солонце: *I* — контроль; *II* — закалено в растворе 0,3 мол. хлористого натрия; *III* — закалено в растворе 0,3 от полного Вант-Гоффа; *IV* — обработано 0,1*n* раствором NaCl и *V* — обработано полным раствором Вант-Гоффа

бром в исходном растворе, а затем после проведения опыта. Метиленовая синь определялась колориметрически. Данные по поглощению хлора приведены в табл. 3.

Таблица 3

Поглощение хлора десятидневными растениями пшеницы за 24 часа (среднее из 4 определений)

Схема опыта	Поглощено		Процент поглощения контролем
	мг	Процент от исходного раствора	
Исходный раствор	168,8	100	—
Контроль	20,65	12	100
Обработано 0,3 мол. NaCl	15,75	9	76
Обработано 0,3 полного раствора Вант-Гоффа	21,15	12	102
Обработано 1,0 мол. NaCl	10,25	6	49
Обработано изоосмотичным раствором Вант-Гоффа	8,75	5	44

Поглощение метиленовой сини проростками приведено в табл. 4 и 5.

Как видно из приведенных таблиц, поступление хлора и метиленовой сини значительно ниже у обработанных перед посевом растений, по сравнению с контролем, а также с семенами, обработанными меньшими концетрациями растворов хлористого натрия и Вант-Гоффа. При этих малых концентрациях практически не было разницы в поглощении, в то время как у обработанных высокими концентрациями она достигает почти 60%. Кроме того, необходимо отметить,

Таблица 4

Поглощение метиленовой сини 10 проростками пшеницы за 2 часа
(среднее из 4 определений)

Схема опыта	Поглощено		Процент поглощения контролем
	мг	процент от исходного раствора	
Исходная концентрация	1,000	100	—
Контроль	0,452	45	100
Обработано 0,3 мол. NaCl	0,343	34	75
Обработано 0,3 полного раствора Вант-Гоффа	0,457	46	102
Обработано 1,0 мол. NaCl	0,266	26	58
Обработано изоосмотичным раствором Вант-Гоффа	0,226	23	51

Таблица 5

Поглощение метиленовой сини за 10 часов
(среднее из 4 определений)

Схема опыта	Поглощено		Процент от поглощения контролем
	мг	процент от исходного раствора	
Исходный раствор	1,000	100	—
Контроль	0,342	34	100
Обработано 0,3 мол. NaCl	0,310	31	91
Обработано 0,3 полного раствора Вант-Гоффа	0,364	36	106
Обработано 1,0 мол. NaCl	0,232	23	67
Обработано изоосмотичным раствором Вант-Гоффа	0,215	21	62

что уравновешенность раствора не оказала заметного влияния на результаты, так как поглощение изменилось почти одинаковым образом как у обработанных раствором хлористого натрия, так и раствором Вант-Гоффа.

Таблица 6

Осмотическое давление в листьях проростков

Схема опыта	В атмосферах
Контроль	12,33
Обработано 0,3 мол. NaCl	11,60
Обработано 0,3 полного раствора Вант-Гоффа	11,60
Обработано 1,0 мол. NaCl	11,24
Обработано изоосмотичным раствором Вант-Гоффа	10,87

Помимо опытов по поглощению хлора и метиленовой сини, нами ставились опыты по изучению осмотического давления у проростков. Осмотическое давление определялось методом Барджера у десятидневных растений, перенесенных на раствор Вант-Гоффа, 0,3 нормальности. Как видно из табл. 6, осмотическое давление обработанных перед посевом растений почти на две атмосферы ниже у контроля, несмотря на то, что осмотическое давление у пшениц обусловливается, главным образом, органическими веществами.

Необходимой проверкой наших предположений мы считаем определение зольности у растений полевого опыта (табл. 7).

Таблица 7

Зольность, в % от сухого веса

Схема опыта	Почвы	28.VII молочн. спелость	13.VIII уборка
Контроль	Корково-столбчатый солонец	8,09	9,97
Закалено 0,3 мол. NaCl		7,37	9,20
„ 0,3 полного Вант-Гоффа		7,46	9,36
Обработано 1,0 мол. NaCl		7,04	8,97
„ полным раствором Вант-Гоффа		6,33	8,64
Контроль	Солонец-солончак	8,09	—
Закалено 0,3 мол. NaCl		7,92	—
„ 0,3 полного Вант-Гоффа		7,74	—
Обработано 1,0 мол. NaCl		7,25	—
„ полным раствором Вант-Гоффа		6,92	—

Результаты (табл. 7) показывают, что зольность была значительно выше у контрольных растений. Особенно рельефно эта разница выявляется в фазу молочной спелости, но несколько нивелируется к концу вегетационного периода.

В 1939 г. нами был повторен полевой опыт по несколько измененной и расширенной схеме на нескольких вариантах солонцов и для сравнения на черноземе. Как видно из табл. 8, предпосевная обработка семян и в этом году дала весьма положительные результаты за исключением чернозема, где, как и следовало ожидать, эффекта не было, так как повышенная солеустойчивость

Таблица 8

Полевой опыт 1939 г. Урожай зерна пшеницы в ц/га

Схема опыта	Солонец-солончак			Корковый солонец			Средне-столбчатый солонец		Глубоко-столбчатый солонец		Чернозем	
	ц/га	среднее	%	ц/га	среднее	%	ц/га	%	ц/га	%	ц/га	%
Контроль (сухие семена)	4,9 6,1	5,5	100	14,2 15,2	14,7	100	5,2	100	8,0	100	8,1	100
Контроль (намоченные перед посевом семена)	11,3 12,4	11,8	214	16,2 16,6	16,4	111	6,8	131	8,3	103	9,1	113
Семена, обработанные молярным раствором NaCl	14,4 15,5	14,9	270	19,2 17,9	18,5	126	7,4	143	9,5	118	8,1	100
Семена, обработанные полным раствором Вант-Гоффа	16,5 15,7	16,1	300	28,7 22,7	25,7	179	8,3	159	9,8	121	8,3	102

не могла дать растениям здесь каких-либо преимуществ. Наилучшие результаты на черноземе получились от высева предварительно намоченных семян. Интересно отметить, что благоприятное действие солевой обработки сказывалось наиболее значительно на сильно засоленных почвах. Наибольший процент прибавки урожая имеется на наиболее засоленной почве — солонце-солончаке и наименьший на глубокостолбчатом солонце.

Обращает на себя внимание очень высокий урожай в контроле на корковом солонце, т. е. на почве, значительно более засоленной, чем среднестолбчатый и глубокостолбчатый солонец. Повидимому, это объясняется своеобразными условиями 1939 г., а именно, наличием сравнительно ранней засухи. Условия водоснабжения, очевидно, в это время сложились лучше на корковом солонце, а значительное засоление не успело еще проявиться, что и сказалось благоприятно на урожае растений.

Приведенные нами данные о различной реакции растения на предпосевное воздействие в связи с почвенными условиями подтверждают основную мысль, положенную нами в основу нашей работы, а именно, представление о том, что методы предпосевного воздействия должны применяться дифференцированно, с учетом эдафических условий. В одной и той же засушливой зоне мы можем применять метод предпосевного повышения засухоустойчивости для посева на черноземах и глубокостолбчатых солонцах и метод предпосевного повышения солеустойчивости для более засоленных почв.

Таблица 9

Осмотическое давление клеточного сока в листьях 2-го этажа сверху, в атмосферах

Схема опыта	Кущение	Трубка	Колошение	Молочн. спелость
Корковый солонец				
Контроль (сухие семена)	18,931	24,310	27,819	29,551
„ (намоченные семена)	17,194	24,310	27,819	29,551
Обработано 1 мол. раствором NaCl	17,194	22,388	24,310	29,551
„ полным раствором Вант-Гоффа	17,194	22,388	24,310	26,872
Обыкновенностолбчатый солонец				
Контроль (сухие семена)	17,194	18,931	22,388	27,819
„ (намоченные семена)	17,194	18,931	22,388	27,819
Обработано 1 мол. раствором NaCl	15,633	17,194	18,931	24,310
„ полным раствором Вант-Гоффа	15,633	17,194	18,931	24,310
Глубокостолбчатый солонец				
Контроль (сухие семена)	15,633	17,194	18,931	24,310
„ (намоченные семена)	15,633	17,194	18,931	24,310
Обработано 1 мол. раствором NaCl	13,571	15,633	17,194	22,310
„ полным раствором Вант-Гоффа	13,571	15,633	17,194	22,310
Чернозем				
Контроль (сухие семена)	13,571	15,633	17,194	22,310
„ (намоченные семена)	13,571	15,633	17,194	22,310
Обработано 1 мол. раствором NaCl	11,931	13,571	15,633	20,315
Обработано полным раствором Вант-Гоффа	11,931	13,571	15,633	20,315

Из изученных нами физиологических процессов отметим данные по осмотическому давлению и поглощению хлора растением. В табл. 9 приведены данные по осмотическому давлению клеточного сока обработанных и контрольных пшениц на различных почвах. Некоторое уменьшение осмотического давления у предварительно обработанных растений на всех почвах указывает, что это снижение зависит от изменения осмотических процессов в растении и проявляется и на незасоленных субстратах.

Однако остается еще совершенно не ясным вопрос, не изменяется ли на засоленных почвах соотношение между долей участия органических веществ и солей в осмотическом давлении у растений, подвергавшихся предпосевному воздействию. Так как в опытах 1938 г. не было учтено поглощение хлора на единицу корневой системы, то нами был поставлен специальный опыт с учетом объема корневой системы при помощи прибора Сабинина (1935).

Таблица 10

Поглощение хлора десятидневными проростками пшеницы Мильтурум 0321 за трое суток

Схема опыта	Объем корней	Поглощение	
		1 см³ объема в мг	в %
Контроль (сухие семена)	1,10	442,7	100,0
Контроль (намоченные семена)	1,15	350,7	79,1
Обработано 1 мол. раствором NaCl	1,15	220,0	49,7
Обработано полным раствором Вант-Гоффа	1,10	190,9	43,1

Как видно из табл. 10, поглощение хлора на единицу объема корневой системы также оказалось значительно меньше у обработанных растений по сравнению с контрольными, т. е. результаты этого опыта вполне подтвердили данные, полученные в 1938 г.

На основании всего вышеизложенного мы приходим к следующим выводам.

1. Путем обработки семян пшеницы перед посевом высокими концентрациями солей (NaCl или раствором Вант-Гоффа) удается повысить урожай растений на сильно засоленных почвах (солонец-солончак, корковый солонец), т. е. увеличить солеустойчивость растений.

2. Некоторое, но менее значительное повышение урожая удается получить на этих же почвах путем предпосевного закаливания, применяя вместо воды раствор 0,3 от полного Вант-Гоффа или 0,3 мол. поваренной соли.

3. При обработке перед посевом наклюнувшихся семян пшеницы гипертоническим раствором солей происходит перестройка растений, приводящая к значительному снижению поступления солей в растение во время вегетации, что и дает повышение урожая.

Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева
Академии Наук СССР

Поступило
13.V.1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Володин А. П., Предпосевное закаливание к засухе и засолению, рукопись, 1936.
2. Генкель П. А. и Колотова С. С., О предпосевной закалке растения к засухе в условиях вегетационного опыта, Изв. Биол. н.-и. ин-та при Пермском гос. университете, т. IX, в. 1—3, 1934.
3. Генкель П. А., Влияние предпосевного закаливания к засухе и яровизации на растения, Изв. Биологич. н.-и. ин-та при Пермском гос. университете, т. IX, в. 9—10, 1935.

4. Генкель П. А., Проблема предпосевного закаливания растений против засухи, Учен. зап. Пермского гос. университета, 1936.
5. Генкель П. А. и Колотова С. С., Предпосевное закаливание и морозоустойчивость растений, Сборник памяти В. Н. Любименко, АН УССР, 1938.
6. Генкель П. А., Глумов Г. А., Данини Е. М. и Колотова С. С., Материалы по комплексному изучению и мелиорации солонцов, Тр. Биологич. н.-и. ин-та при Пермском гос. университете, т. VII, в. 2—3, 1935.
7. Гущин И., Солеустойчивость различных сортов пшеницы и ячменя и факторы, обусловливающие ее, Тр. конференции по почвоведению и физиологии культурных растений, т. II, Саратов, 1938.
8. Колотова С. С., Изучение осмотического давления у предпосевно-закаленных и яровизованных пшениц на корково-столбчатом солонце, Изв. Биологич. н.-и. ин-та при Пермском гос. университете, т. X, в. 8, 1936.
9. Новиков В. А. и Садовская Р. О., Намачивание семян хлопчатника в борной кислоте как одна из возможностей удовлетворения бором и повышения солеустойчивости, Доклады АН СССР, т. XXIII, № 3, 1939.
10. Рихтер А. А., Физиологические основы устойчивости растений Юго-Востока. К вопросу о солеустойчивости, Журн. Опытн. агрономии Юго-Востока, т. NI, вып. II, 1927.
11. Сабинин Д. А. и Колосов И. И., Изучение процессов адсорбции электролитов корневыми системами, Тр. ВИУАА при ВАСХНИЛ, в. 8, 1936.
12. Batalin E., Wirkung des Chlornatriums auf die Entwicklung von Salicornia herbacea L., Bull. du Congrès international de Botanique et d'Horticulture, réuni à St.-Petersburg, 1885.
13. Walter H., Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung, Jena, 1931.

P. A. HENCKEL and S. S. KOLOTOVA. ON INCREASING THE SALT-RESISTANCE OF PLANTS BY PRE-SOWING TREATMENT

SUMMARY

In a number of papers on the pre-sowing hardening of plants against drought it has been reported that, by giving seeds that have just begun to sprout a pre-sowing dehydrating treatment (usually thrice repeated), the drought resistance and, to some extent, the frost resistance of the plants are increased. The writers, therefore, considered that it might also be possible to increase the salt resistance of plants by pre-sowing treatment. With this aim in view we soaked germinating wheat seeds for an hour in a 1,0 mol concentration of sodium chloride or a complete Van't Hoff solution. The seeds were then dried and sown.

In our 1938 experiments we also tried the following variant: thrice -repeated pre-sowing treatment against drought, the seeds being soaked not in water but in a 0,3 mol concentration of sodium chloride or a Van't Hoff solution (0,3 from a complete solution). We found by experience, however, that this variant was less successful than the other, and, therefore, in our 1939 experiments we discontinued its use.

It was presumed that the pre-sowing treatment given the plants would lead to considerable changes in the structure of the protoplasm and, as a final result of these changes, to a decrease in the amount of salts absorbed by the plant. The data from our experiments confirmed this supposition. Analyses of 10-day-old wheat seedlings (Milturum 0321) showed that the plants grown from treated seeds absorbed considerably less chlorine and methylene blue than the control plants. Analogous results were obtained, when the amount of chlorine absorbed was calculated per unit volume of the root system of the seedlings.

Field tests with this Milturum 0321 wheat, made in 1938 and 1939 at the Troitsky Wooded-Steppe Reserve, on a number of saline soils gave positive results. The plants undoubtedly showed increased salt resistance, since on highly saline soils (solonetz — solonchak and crusty solonetz) the increase in yield of grain was very considerable. On less saline solonentz soils with medium-deep or deep columnar structure the effect was somewhat less, while on non-saline soil, chernozem, there was no positive effect at all.

A study of the osmotic pressure of the cell sap, by Bardger's method, showed that it was somewhat lower in the treated wheat plants than in the control plants. The ash content of the trated plants was also slightly lower than that of the control plants.

On the basis of the results obtained from our experiments we have come to the following conclusions:

1. By soaking wheat seeds prior to sowing in strong salt concentrations (NaCl or a Van't Hoff solution) it is possible to increase the yield of plants on highly saline soils (solonetz-solonchak and crusty solonetz), i. e., to increase the salt resistance of the plants.

2. Some increase in yield, but not as much, is obtained on the same soils by a pre-sowing hardening, using instead of water a Van't Hoff solution (0,3 from complete) or a 0,3 mol concentration of sodium chloride.

3. When germinating wheat seeds are treated prior to sowing with a hypertonic salt solution, considerably less salt is absorbed by the plants during the vegetative period, which leads to an increase in yield.

3*

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

Н. А. ЛЮБИНСКИЙ

О ВЛИЯНИИ ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ И ГУСТОТЫ ПОСЕВА НА УРОЖАЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ И ЕГО СТРУКТУРУ

Представлено академиком **А. Н. Бахом**

В связи с задачами управления урожаем (путем воздействия на растение факторами среды и элементами питания на последовательных стадиях и фазах его развития) значительный интерес представляет направление, стремящееся использовать для повышения урожайности структуру урожая или его морфолого-биологическую основу. Идея создания высокопродуктивных сортов зерновых злаков путем отбора по признакам повышенной способности к продуктивному кущению, образованию большего числа колосков в колосе и зерен в колоске выдвинута недавно в селекции Писаревым (1938). Эти же признаки, а также показатели интенсивности и продуктивности цветения использованы Сабининым (1937), а затем Станковым (1938) при изучении вопросов минерального питания. Их опыты показали большую отзывчивость элементов структуры растения в целом и колосоносного побега с колосом в особенности к изменениям условий произрастания. В развертывании структуры урожая имеет место определенная последовательность. Если листообразование и кущение протекают во время прохождения стадии яровизации, то образование структуры колосоносного побега, сопряженное с ростом и дифференцировкой его конуса нарастания, относится уже к началу световой стадии.

В недавней интересной обзорной статье проф. Максимова (1939) приводятся весьма поучительные указания на необходимость создавать для растений с самого начала возможно более благоприятные условия «для поддержания ростовых процессов на возможно более высоком уровне в начальный период развития, при переходе в световую стадию, когда происходит заложение и формирование цветочных органов, у злаков — колоса и колосков».

Станков (1938) приводит данные о весьма положительном влиянии подкормки яровой пшеницы Лютесценс 062 азотом перед цветением на озерненность колоса, которая по сравнению с контролем возрастала в полтора раза.

Таким образом выяснение влияния ведущих факторов среды, создаваемых и регулируемых человеком, на высоту и структуру урожая представляет несомненный интерес. В связи с этим, мы приводим некоторые результаты наших опытов с яровой пшеницей, которая выращивалась в условиях различной густоты посева и влажности почвы.

Методика

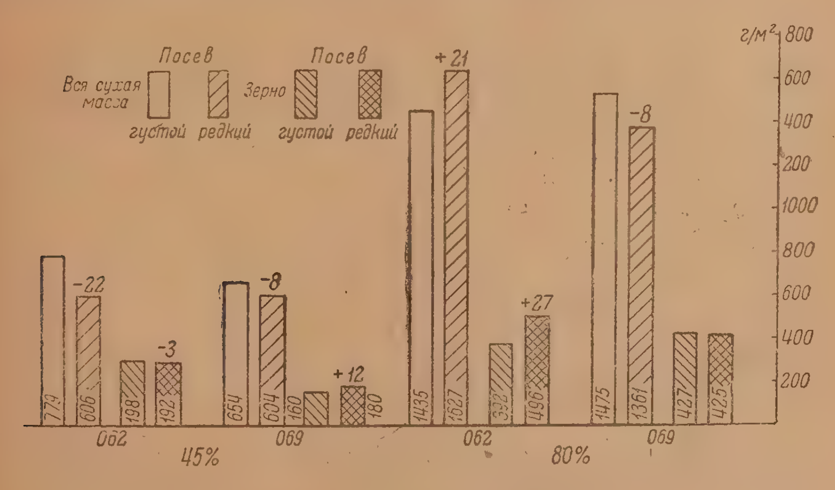
Изучались два сорта яровой пшеницы: мягкая Лютесценс 062 и твердая Мелянопус 069, семена которых были получены от Харьковской опытной станции. Растения выращивались в глиняных неглазурованных сосудах (емкость 6 кг сухой почвы, диаметр 20 см). Испытывались две густоты посева — 10 и 20 растений на сосуд (относительная площадь питания 30 и 15 см², на 1 м² соответ-

ственно 330 и 660 растений). По каждому варианту густоты сравнивались следующие варианты влажности почвы в процентах от ее полной влагоемкости: 1) 45% в течение всей вегетации; 2) 45% до колошения, в период колошение — созревание 80%; 3) 80% в течение всей вегетации; 4) 80% до колошения, в период начало колошения — созревание 45%. Удобрения — NPK — были внесены в начале вегетации из расчета 1 г действующего вещества на сосуд. В период цветения внесена подкормка — 2 г KNO_3 на сосуд.

Урожай (в пробу входило 15—18 сосудов) определялся по трем фракциям качества зерна (хорошее, среднее и плохое зерно), причем в первую фракцию с хорошим зерном вошли главные побеги. В каждой фракции, кроме измерений длины стебля и колоса, определялось число колосков в колосе с подразделением на развитые и неразвитые, подсчитывалось число зерен и определялся их вес.

Продуктивность единицы посевной площади

Значение густоты посева и влажности почвы как факторов урожайности в их взаимовлиянии находит выражение в продуктивности единицы посевной площади. Убранный в сосудах урожай был условно пересчитан на 1 м². Результаты представлены в приводимых ниже диаграммах.



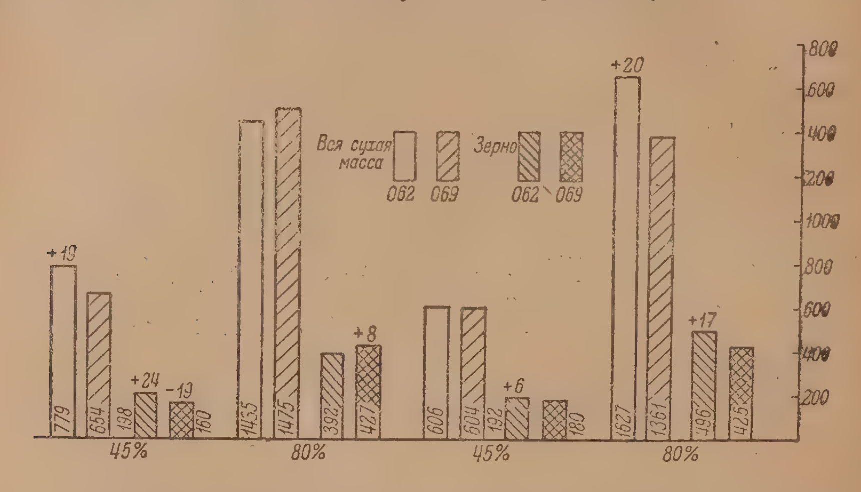
Фиг. 1. Влияние густоты посева на продуктивность единицы посевной площади в зависимости от влажности почвы

Влияние густоты посева на продуктивность 1 м² посевной площади в зависимости от влажности почвы показано на фиг. 1. Резкие различия между отдельными вариантами в водоснабжении и густоте травостоя обусловили резкие различия в накоплении сухого вещества урожая. Наиболее продуктивные варианты, давшие на 1 м² до $1^1/_2$ кг общей растительной массы и до $^1/_2$ кг зерна, превысили менее продуктивные в 2—$2^1/_2$ раза. Редкий посев по сравнению с густым дал снижение урожая, но не везде. При низкой влажности почвы урожай зерна у сорта 069 оказался при редком посеве выше на 12%, хотя урожай общей массы был ниже на 8%.

При высокой влажности почвы выявились сортовые различия. У Лютесценс 062 разрежение травостоя дало увеличение урожая всей массы на 21% и зерна на 27% — в результате более высокого продуктивного кущения растений этого сорта при обильном водоснабжении. У сорта Мелянопус 069 урожай зерна при разрежении посева не изменился, а урожай общей массы снизился на 8%.

Влияние влажности почвы на урожай с единицы посевной площади отражено на фиг. 2.

При низкой влажности почвы и густом посеве, т. е. при наиболее суровых условиях произрастания, твердая пшеница дала наиболее низкий урожай — всего 160 г/м² — на 19% меньше, чем урожай мягкой пшеницы в тех же условиях. В связи с этим уместно, нам кажется, вспомнить, что, по данным Шехурдина (1939), твердая пшеница Мелянопус 069 в условиях сухого земледелия в Поволжье на старопахотных землях была не только менее урожайна, чем мягкая Лютесценс 062, но и менее устойчива против засухи.



Фиг. 2. Влияние влажности почвы на урожай единицы посевной площади

Наоборот, при высокой влажности почвы и густом посеве твердая пшеница в нашем опыте оказалась продуктивнее мягкой — по общей массе на 3% и по зерну на 8%. При низкой влажности почвы и редком посеве мягкая пшеница превысила твердую на 7%. При высокой влажности почвы и редком посеве большую продуктивность обнаружила мягкая пшеница. Она превысила твердую по общей массе на 20% и по урожаю зерна на 16%.

В связи с этим следует привести результаты Ильина (1937), который изучал продуктивность яровой пшеницы при орошении. В его опытах Лютесценс 062 дала 45,7 ц/га, между тем как урожай Мелянопус 069 составлял всего 34,5 ц/га.

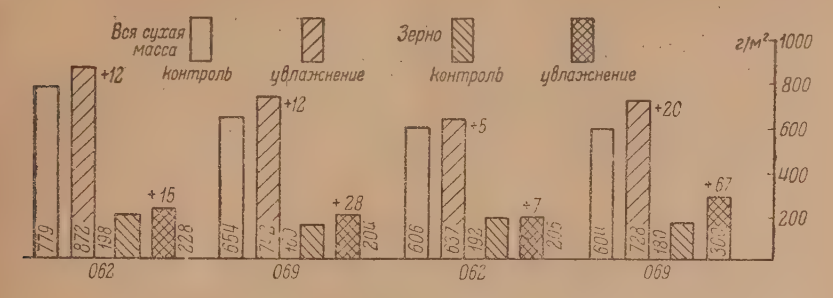
Влияние повышения влажности почвы вдвое в период начало колошения — созревание представлено на фиг. 3.

Оказалось, что твердая пшеница сильнее реагировала на улучшение водоснабжения во время налива, чем мягкая. Урожай зерна у нее при густом посеве возрос на 28% и при редком посеве на 67%. Между тем, соответствующее увеличение урожая у мягкой пшеницы составило всего 15—7%. Густота травостоя как фактор среды в данном случае не проявила какого-либо определенно направленного влияния на повышение урожая в результате улучшенного водоснабжения.

Однако, совершенно иную картину в смысле значения густоты травостоя наблюдаем, рассматривая влияние снижения влажности почвы вдвое во время образования и налива зерна (фиг. 4). Почвенная засуха в этот период неодинаково уменьшила урожай в условиях редкого и густого посева.

Растения густого посева с самого начала развивались в более трудных, более суровых условиях, чем растения редкого посева. В результате они оказались более стойкими к почвенной засухе, наступившей после уменьшения поливной нормы вдвое. Действительно, у сорта 062 при густом посеве продукция

всей массы снизилась на 23%, а при редком посеве на 34%. У сорта 069 при густом посеве урожай всей массы снизился на 16%, а при редком посеве на 21%. Таким образом снижение урожая общей массы при редком посеве было почти в полтора раза больше, чем при густом. Еще сильнее отразилась засуха



Фиг. 3. Влияние повышения влажности почвы на налив зерна

на урожае зерна. При густом посеве она снизила его на 23%, между тем как при редком посеве снижение урожая было в полтора-два раза сильнее: у сорта 062 оно составляло 44%, а у сорта 069 оно равнялось 38%.



Фиг. 4. Влияние снижения влажности почвы на налив зерна

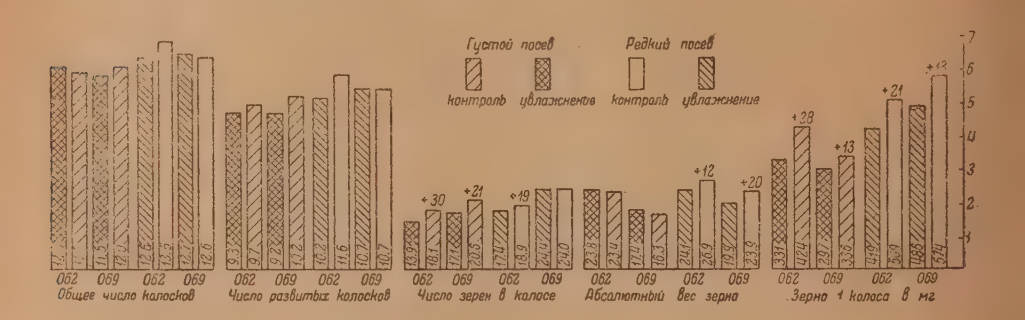
Загущенный сев является одним из наиболее существенных элементов стахановского агротехнического комплекса ефремовцев. То обстоятельство, что загущение посева при известных условиях, природу которых еще надлежит выяснить, может повышать относительную стойкость растений к почвенной засухе, заслуживает внимания.

Структура и продуктивность колоса

Рассмотрим теперь влияние изучаемых факторов — влажности почвы и густоты стояния растений — на структуру колоса и его продуктивность. Мы должны проследить, как изменялись в колосе по отдельным вариантам опыта число колосков, число зерен в колосе, абсолютный вес зерна и урожай зерна одного колоса:

Фиг. 5 показывает, какие различия в развитии составных частей колоса и его урожае были получены в результате выращивания каждого из сравниваемых сортов при низкой и высокой влажности почвы в условиях густого и редкого посева.

При густом посеве варианты высокой влажности почвы превышали варианты низкой влажности почвы в отношении общего числа колосков на 27—30% и еще больше в отношении числа развитых, плодоносящих колосков — на 32—36%. Еще сильнее возрос перевес высокого уровня увлажнения над низким в отношении числа зерен в колосе — он выразился величинами порядка 49 и 60%. И наконец, масса зерна одного колоса возросла на 51—106%, причем абсолютный вес зерна у сорта 062 возрос на 9%, а у сорта 069 — на 29%.



Фиг. 5. Различия в структуре урожая в зависимости от влажности почвы и густоты посева

Более высокий перевес варианта высокой влажности у сорта 069 объясняется тем, что при густом посеве и низкой влажности этот сорт испытывал сильное угнетение и продуктивность его резко снизилась. И если по числу колосков в колосе (общее и развитых колосков), которое определяется на раннем этапе развития — в самом начале световой стадии, различия между колосьями густого и редкого посева при низкой влажности еще не велики (11,5 и 12,7 по общему числу колосков и 9,2 и 10,7 по развитым колоскам), то по признаку озерненности колоса эти различия достигают уже 50% (17,1 и 24,4 зерна на 1 колос).

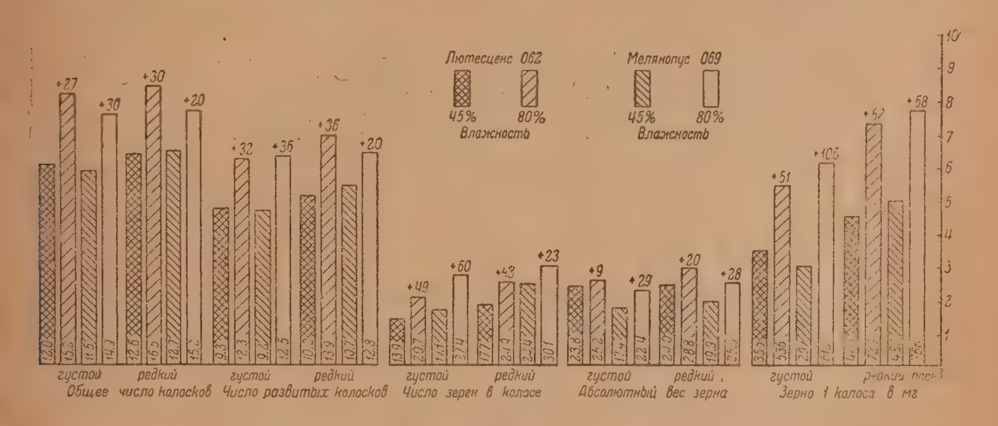
Нетрудно видеть, что у сорта 062 описанные различия были значительно меньше. При редком посеве обнаруживается, что сорт 062 как будто сильнее реагировал на лучшие условия водоснабжения, чем сорт 069. У мягкой пшеницы число колосков возросло: общее — на 30% и число развитых — на 36%, озерненность увеличилась на 43%, абсолютный вес зерна — на 20%. Между тем, у твердой пшеницы число колосков — общее и развитых — выросло всего на 20%, число зерен увеличилось на 23% и только абсолютный вес зерна увеличился относительно сильнее, чем у мягкой пшеницы — на 28%. В результате относительное повышение урожая одного колоса при редком посеве и высокой влажности почвы, по сравнению с вариантом низкой влажности, у твердой пшеницы оказалось не выше, чем у мягкой. В целом, характер реакции сорта на различия почвенной влажности обнаружил зависимость от густоты травостоя.

Теперь обратимся к данным о влиянии на структуру и урожай колоса изменений влажности почвы в течение вегетации.

Влияние увеличения влажности почвы вдвое в начале колошения изучалось на растениях вариантов низкого уровня водоснабжения (45%). Как только верхушки колосьев показались из влагалищ верхних листьев, влажность почвы была у них доведена до 80% и поддерживалась на этом уровне ежедневной поливкой до уборки урожая. Показатели структуры и продуктивности колоса этих растений представлены на фиг. 6.

Общее число колосков и число развитых колосков, как и следовало ожидать, у обоих сортов и вариантов густоты не изменилось. В отношении числа зерен ясно сказалось действие фактора густоты. При густом посеве озерненность колоса мягкой пшеницы возросла на 30%, а озерненность твердой — на 21%. Масса урожая соответственно увеличилась на 28 и 13%. Что касается абсолютного веса зерна, то при густом посеве у сорта 062 он не изменился, а у сорта 069 он даже несколько снизился.

При редком посеве число зерен в колосе меняется незначительно (всего на 9% у мягкой пшеницы) или не меняется вовсе (твердая пшеница). Зато абсолютный вес зерна возрос под влиянием улучшенного водоснабжения у мягкой пшеницы на 12% и у твердой на 20%. В результате урожай первой возрос на 21%.



Фиг. 6. Влияние повышения влажности почвы на урожай (среднее для целой пробы)

урожай второй — на 18%. Для главных стеблей при густом посеве можно было отметить более сильную реакцию на улучшение водоснабжения, чем при редком. Так, у мягкой пшеницы при густом посеве продуктивность колоса возросла на 28%, а при редком — на 12%. У твердой — при густом посеве возрастание на 69%, при редком — на 28%.

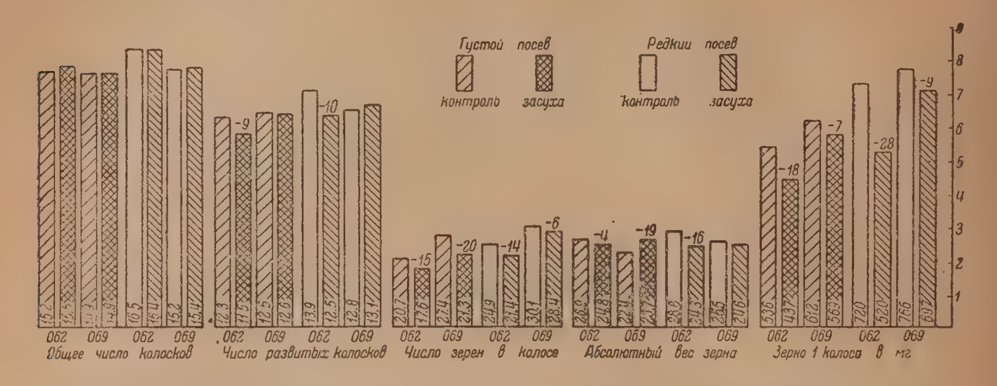
Обратимся теперь к данным, показывающим, как влияло на образование и налив зерна снижение вдвое влажности почвы в начале колошения. Это явление изучалось на растениях вариантов высокого уровня водоснабжения (80%). Когда из влагалищ верхних листьев показались верхушки колосьев, влажность почвы в сосудах была снижена до 45% и до конца вегетации поддерживалась на этом уровне ежедневной поливкой. Средние для целой пробы показатели структуры и продуктивности колоса этих растений представлены на фиг. 7, а для колосьев главных стеблей (фракция хорошего зерна) — на фиг. 8.

Как видно из фиг. 7, общее число колосьев у опытных и контрольных растений оставалось без изменений. Число плодоносящих колосков по обоим вариантах густоты посева уменьшилось у опытных растений сорта 062 на 9—10%. У сорта 069 изменений не было.

Аналогичную картину видим и на фиг. 8. Колосья главных стеблей сохраняли первоначальное общее количество колосков, а уменьшение числа плодоносящих колосков на 6—13%, как и в предыдущем примере, имело место только у мягкой пшеницы.

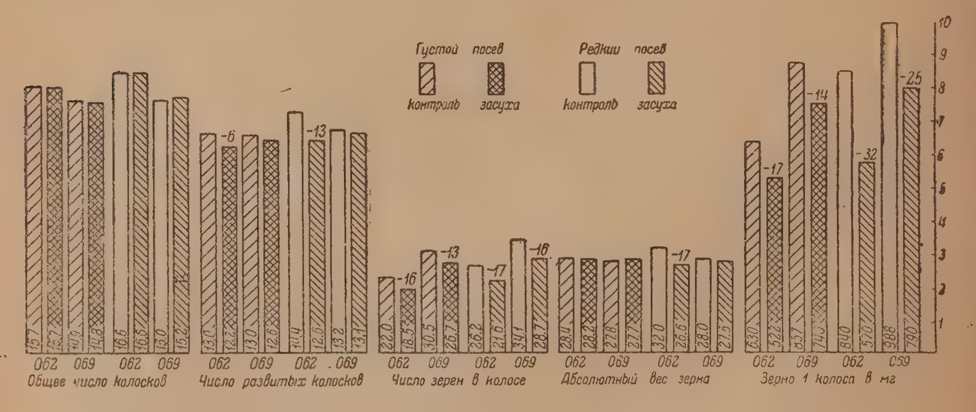
Рассматривая далее растения густого посева, находим для пробы в целом, что число зерен в колосе уменьшается у мягкой пшеницы на 15%, а у твердой на 20%. Соответствующее уменьшение озерненности колосьев главных стеблей составляет 16 и 13% (фиг. 8). Что касается абсолютного веса зерна, то для пробы в целом (фиг. 7) отмечаем незначительное уменьшение у мягкой пшеницы и неожиданное, в данном случае, увеличение — на целых 19% у твердой.

Абсолютный вес зерна главных стеблей (фиг. 8) не меняется вовсе. В результате урожай зерна среднего колоса в целой пробе уменьшается у сорта 062 на 18% и у сорта 069 на 7%. Урожай колосьев главных стеблей уменьшается соответственно на 17 и 14%.



Фиг. 7. Влияние понижения влажности почвы на структуру урожая (среднее для целой пробы)

У растений редкого посева уменьшение числа зерен в колосе в целой пробе (фиг. 7) составляет 14 и 6%, а у колосьев главных стеблей 17 и 16%. Абсолютный вес зерна в целой пробе уменьшается на 16 и 3%, а у колосьев



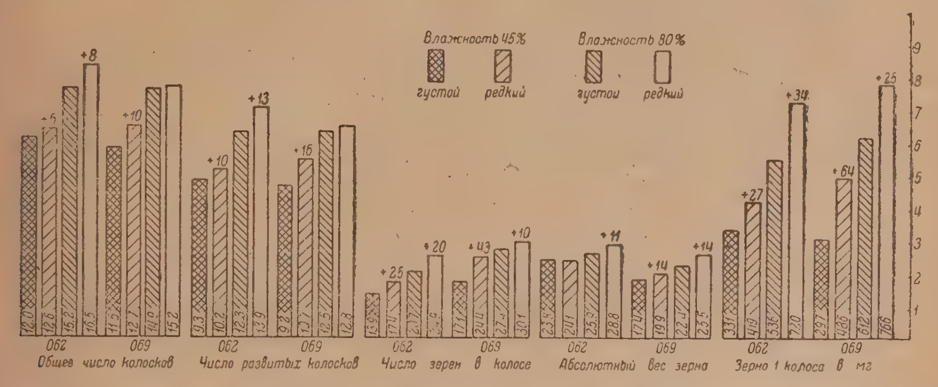
Фиг. 8. Влияние понижения влажности почвы на структуру урожая (главные стебли)

главных стеблей на 17 и 5%. В результате урожай зерна одного колоса в пробе в целом уменьшается у мягкой пшеницы на 28%, а у твердой пшеницы на 9%. У колосьев главных стеблей уменьшение достигает у мягкой пшеницы 32% и у твердой — 25%.

Таким образом, как и при рассмотрении урожайности единицы площади, отмечаем, что при редком посеве вредность почвенной засухи, по сравнению с вариантом густого посева, возрастала в полтора-два раза. Густой посев как бы повышал относительную стойкость растений против недостатка воды в почве. Особенно ясно сказалось это на урожае главных колосьев.

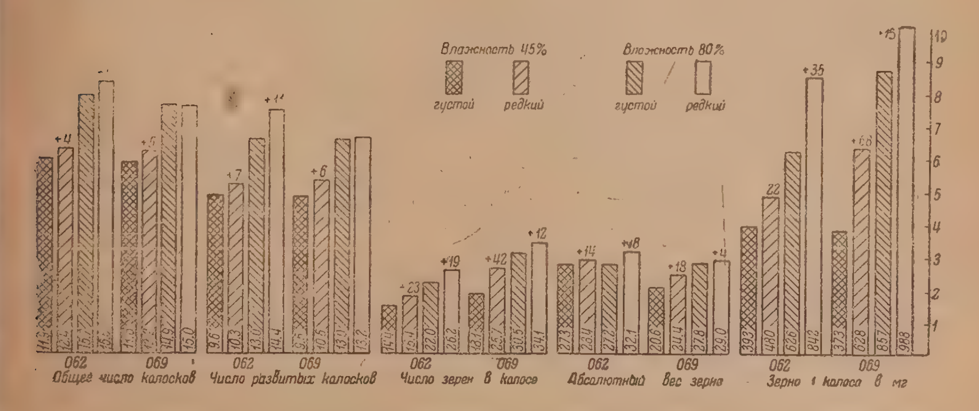
Рассмотрим теперь, как влияла на структуру и продуктивность колоса густота посева в зависимости от влажности почвы. Фиг. 9 и 10 иллюстрируют соответствующие данные для целой пробы и для колосьев главных стеблей.

Разрежение посева вдвое создавало более благоприятные условия для развития растений, вследствие чего урожай колоса повышался. При низкой влажности почвы в результате указанного разрежения общее число колосков в колосе возрастало у сорта 062 на 5—4%, у сорта 069—на 10—5%. Число



Фиг. 9. Влияние на структуру и продуктивность колоса густоты посева в зависимости от влажности почвы (среднее для целой пробы)

плодоносящих колосков увеличивалось соответственно на 5—2% и на 16—6%. Озерненность колосьев у мягкой пшеницы увеличивалась на 25—23%, зато абсолютный вес в целой пробе не изменился, а у главных стеблей увели-



Фиг. 10. Влияние на структуру и продуктивность колосьев густоты посева в зависимости от влажности почвы (главные стебли)

чился всего на 4%. Соответственно урожай колоса увеличился под влиянием разрежения посева на 27 и 22%. У твердой пшеницы при низкой влажности почвы находим значительно большее возрастание озерненности колосьев — на 43 и 42%. Абсолютный вес зерна увеличился на 14 и 18%. В соответствии с этим урожай зерна среднего колоса увеличился на 64 и 68%.

При высокой влажности почвы, в результате более редкого посева, общее число колосков в колосе увеличилось у сорта 062 на 8—6%, у сорта 069 только в целой пробе — на 2%. Число плодоносящих колосков возросло только у мягкой пшеницы на 3—5%. Озерненность возросла у мягкой пшеницы на 20—

19% и у твердой на 10—12%. Абсолютный вес зерна увеличился у мягкой на 11—18% и у твердой на 14—4%. Урожай зерна возрос у мягкой пшеницы на 34—35% и у твердой — на 25—15%.

На фиг. 9 и 10 варианты различной густоты посева и влажности почвы размещены по каждому сорту в порядке возрастания благоприятности среды, в порядке возрастания ее плодородия. В соответствии с этим мы наблюдаем правильное повышение урожайности от растений густого посева и низкой влажности почвы до высокопродуктивных растений высокой влажности и редкого посева.

Указанное повышение продуктивности колосьев происходило преимущественно за счет увеличения числа зерен. В самом деле, если принять за 100% число зерен у наименее продуктивного варианта, то последовательное возрастание числа зерен с повышением плодородия среды выразится такими рядами цифр:

Сорт 062, целая проба	100—125—149—179
» 062, главный колос	100—123—153—182
069, целая проба	100—143—160—176
» 069, главный колос	100—142—169—188

Между тем абсолютный вес зерна увеличивается в значительно меньшей степени, особенно у мягкой пшеницы:

Сорт 062, целая проба	100—101—109—121
» 062, главный колос	100—104—100—117
» 069, целая проба	100—114—128—147
» 069, главный колос	100—118—135—141

Указанное повышение озерненности колоса происходило как за счет увеличения числа плодоносящих колосков, так и за счет повышения озерненности последних.

Приведем цифры возрастания числа плодоносящих колосков:

Сорт 062, целая проба	100—110—132—149
» 062, главный колос	100—107—135—150
» 069, целая проба	100—116—136—149
» 069, главный колос	100—112—135—137

Увеличение числа зерен в колоске с повышением плодородия среды характеризуют следующие цифры:

Сорт 062, целая проба	абс.	1,5—1,7—1,7—1,8
	%	100—113—113—120
» 062, главный колос	абс.	1,5—1,7—1,7—1,8
	%	100—113—113—120
» 069, целая проба	абс.	1,9—2,3—2,2—2,3
	%	100—121—116—121
» » главный колос	абс.	1,9—2,4—2,3 - 2,6
	%	100—126—121—137

Приведенные цифры и фиг. 9 и 10 рельефно показывают прогрессивное возрастание структуры колоса и его продуктивности по мере улучшения условий среды. Они могут служить иллюстрацией к указаниям К. А. Тимирязева и В. Р. Вильямса, которые учили, что ни в почве, ни в растении не заложено каких-либо пределов для повышения продуктивности зеленого растения.

Это доказали стахановцы социалистических полей. Как указывает проф. Воробьев (1938а и б), применяя надлежащий агротехнический комплекс, они выра-

щивают на своих полях, например, озимую пшеницу «Заря» с колосьями, дающими до 3,65 г зерна каждый и достигающими в длину 14 см, причем колоски подобных колосьев насчитывали 8 цветков и 6 вполне развитых зерен.

Можно вполне согласиться со Станковым (1938б), что стахановские урожаи имеют именно то совершенное сочетание элементов структуры, по которому должен строиться урожай. К сожалению, кроме краткой характеристики в статьях проф. Воробьева (1938а и б), мы нигде не находим анализа структуры стахановских урожаев. Этот пробел, несомненно, будет восполнен в ближайшем будущем, и полученный материал не только найдет практическое применение, но и послужит основою для новых теоретических обобщений.

Выводы

Изучение влияния густоты посева на продуктивность и структуру колосоносного побега в зависимости от влажности почвы обнаружило, что урожай и элементы структуры колоса отличаются высокой степенью отзывчивости к благоприятным условиям роста.

Растения вариантов высокой влажности почвы и при густом посеве значительно превысили растения редкого посева и низкой влажности почвы как по числу колосков и зерен в колосе и абсолютному весу зерна, так и по общему урожаю.

Растения густого посева, сравнительно с растениями редкого посева, обнаружили относительно большую стойкость к почвенной засухе, наступившей в результате уменьшения поливной нормы вдвое в период начало колошения — созревание.

Структура колоса и продуктивность прогрессивно возрастают по мере улучшения условий среды. Это является хорошей иллюстрацией положения, что ни в растении, ни в почве не заложено каких-либо пределов для повышения урожайности. Рациональное улучшение условий водоснабжения и питания растений в связи с их стадийным развитием и в условиях загущения посева обеспечивает большие возможности увеличения элементов структуры и продуктивности колосоносного побега, а отсюда и повышения урожайности единицы площади поля.

Институт ботаники
Академии Наук УССР

Поступило
13.V.1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Вильямс В. Р., Общее земледелие с основами почвоведения, 1939.
2. Воробьев С. О., Хим. соц. земл., № 10, 1938а.
3. Воробьев С. О., Сб. пам. акад. В. Н. Любименко, из-во АН УССР, 1938б.
4. Ильин В. И., Сел. и сем., № 1, 1937.
5. Максимов Н. А., Успехи совр. биологии, т. XI, в. 1 (4), 1939.
6. Писарев В. С., Соц. реконструкция с. х., № 9—10, 1937.
7. Сабинин Д. А., Соврем. достижения и задачи физиологии растений, Тр. Моск. дома ученых, вып. 1, 1937.
8. Станков Н. З., Хим. соц. земл., № 5, 1938а.
9. Станков Н. З., Сел. и сем., № 11, 1938б.
10. Тимирязев К. А., Сочинения, т. I, II и III, 1937.
11. Шехурдин А. П., Сел. и сем., № 4, 1939.

N. A. LIUBINSKY. ON THE INFLUENCE OF SOIL HUMIDITY AND DENSITY OF SOWING UPON THE AMOUNT AND THE STRUCTURE OF YIELD

SUMMARY

A study of the influence of sowing density on the productivity and the structure of the ear-bearing shoot, under different conditions of soil humidity, showed that the yield and the different elements of ear structure are highly susceptible to the favourable growth conditions. The plants reared under the conditions of a high soil humidity and a dense sowing showed a much higher number of spikelets and of grains per ear and produced a much larger total yield than those reared under a sparse sowing and low soil humidity conditions.

The densely sowed plants showed a relatively higher resistance to soil drought as compared with the plants of a sparse sowing. The soil drought resulted from a decrease by a half of the watering norm at the beginning of the heading and during the ripening period.

The ear structure is progressively improved and the productivity increased as the environmental conditions become more favourable. This clearely shows that neither in the plant nor in the soil there exist any conditions limiting the possibilities of yield increasing.

A rational improving of plant watering and nutrition in conditions of an increased density of sowing, and with taking into account the stages of plant development provides great possibilities of improving the structure and increasing the productivity of the ear-bearing shoot and thus increasing the productivity per unit of a field area.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

И. В. КРАСОВСКАЯ

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ЗАЛОЖЕНИЯ И СОЗРЕВАНИЯ ЗЕРНА НА ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ ПШЕНИЦЫ

Представлено академиком **А. Н. Бахом**

1. Введение

Природа растения, его физиологические потребности являются результатом длительного взаимодействия внешних условий и наследственности.

В процессе эволюции в различных почвенно-климатических условиях вырабатывались и отбирались растения, приспособленные к характерному для данного климата комплексу условий. В частности, по отношению к засухоустойчивости известно, что устойчивые к недостатку влаги культуры или сорта произошли в основном из засушливых мест.

Желая подобрать стойкие сорта, мы подыскиваем материал именно из засушливых областей и районов. Изучение засухоустойчивости яровых пшениц, ячменей и овсов из мирового разнообразия подтверждает локализацию стойких форм в засушливых районах (Ершов, 1935; Красовская, 1935; Стефановский, 1936 и 1937 гг.).

Нельзя думать, что приуроченность стойких форм к засушливым местностям является следствием одного лишь естественного или искусственного отбора «случайных» отклонений. Несомненно, здесь имело место и влияние длительного воздействия определенного комплекса засушливых условий, изменявших природу растения в сторону большей приспособленности, стойкости к этим условиям.

Работы акад. Лысенко по переделке природы растений — изменению теплолюбия хлопчатника, изменению потребностей к температуре для прохождения стадии яровизации озимых и яровых и т. п. с несомненностью показывают, что целеустремленным, направленным воздействием на растения совместно с направленным отбором мы можем изменить растение не только в данном поколении, но и более длительно закрепить в нем эти изменения.

С другой стороны, целый ряд работ показал, что предварительное воздействие засухой закаляет растения к перенесению последующей засухи (Туманов, 1926; Кондо, 1931; Красносельская-Максимова и Кондо, 1933; Нестерова, 1935).

Изучая воздействие на растения резко и медленно наступающего обезвоживания (при условии, что засуха достигает одинаковой глубины и заканчивается одновременно), приходилось наблюдать более сильное страдание от первого типа засухи, чем от второго.

При медленно наступающем обезвоживании почвы все растения приобретают иной габитус, новые листья, развиваясь в период уже некоторого недостатка влаги, достигают меньших размеров, приобретают ксероморфную структуру и при достижении глубокой засухи более стойко выдерживают ее, чем крупные листья мезофитной структуры, внезапно захваченные резким обезвоживанием; так, например, в конечном итоге по твердой пшенице 0512 после 1-го типа засухи получен урожай в 30,8 г, после 2-го типа 65,9 г на 100 растений.

Отсутствие закалки является причиной часто наблюдаемых катастрофических результатов внезапных суховеев. В 1938 г. в вегетационных опытах на Горьковской государственной селекционной станции контрольные растения по твердой пшенице 0512, все время получавшие 70% увлажнения, испытав высокое напряжение атмосферных факторов июля-августа, дали крупные, но почти пустые колосья (вес зерна 100 растений 12,5 г), тогда как растения, испытавшие временную умеренную почвенную засуху в период кущения — выхода в трубку, лучше перенесли напряжение атмосферных факторов июля-августа, дав более мелкие, но выполненные колосья (вес зерна 100 растений 65,9 г). Такого же порядка цифры получались по ряду других сортов: 0496, 1765/339 и др.

Это закаляющее влияние засухи на стойкость к последующей засухе не следует смешивать с тем понятием, которое выдвигается некоторыми авторами (Коломиец, 1934, и др.) о «стимулирующем» воздействии засухи на урожай. С последним явлением приходилось встречаться изредка и то лишь в вегетационных сосудах в связи с своеобразием условий развития в них. Связана стимуляция эта обычно с тем, что в вегетационных сосудах, благодаря регулярному поддержанию высокой влажности, растения, поврежденные ранней засухой, дают очень буйный подгон, которому в условиях искусственного вегетационного опыта обычно позволяют вызреть. В естественной полевой обстановке, где условия увлажнения почвы неравномерны, подгон редко достигает такого развития и, что самое главное, он не успевает вызреть, т. е. дать урожай.

Поэтому такой стимуляции от засухи в поле не получается. Вообще условия развития в вегетационных сосудах настолько своеобразны, что переносить выводы вегетационных опытов, особенно с условиями водного режима, непосредственно на полевую обстановку нужно с очень большой осмотрительностью.

Закалка растения в состоянии уже более или менее развитого организма трудно поддается регулировке. Хотя она и повышает устойчивость, но сама по себе часто может оказаться невыгодной: воздействие на растение в момент энергичного роста и накопления сухой массы может настолько подавить эти процессы, что в конечном итоге, хотя растение дает и относительно меньшую депрессию от последующей засухи, но абсолютно может дать низкий урожай вследствие общей отсталости.

От этого выгодно отличается прием предпосевной закалки, предложенный Генкелем. При воздействии в раннем периоде развития организма, т. е. в фазе прорастающего зерна, когда еще нет процессов усвоения и накопления сухой массы, прием закалки не задевает роста и поэтому не имеет последствием снижения абсолютного урожая (Генкель и Никитин, 1935). С другой стороны, как показали опыты Генкеля и его сотрудников (1940), Смирновой (1938) и др., кратковременное обезвоживание молодого пробуждающегося к росту и развитию семени производит настолько глубокое воздействие на всю его природу, что оно сказывается еще через длительное время на его анатомо-физиологической структуре и на его устойчивости.

Приведенные выше литературные данные и наши наблюдения навели на мысль изучить эффект от воздействия засухой в еще более раннем возрасте, когда зерно еще только закладывается и формируется на материнском растении, т. е. изучить влияние воздействия засухой на материнское растение на засухоустойчивость последующего поколения. Влияние недостатка влаги на материнское растение, несомненно, должно отразиться на внутренней структуре и физиологической природе закладывающегося и формирующегося зародыша будущего семени.

Это влияние может быть еще более глубоким, чем предпосевная закалка, так как, во-первых, оно может воздействовать более длительный период и, во-вторых, оно захватывает зародыш не в готовом виде, а в процессе построения и развития всех его клеток, когда организм наиболее восприимчив к всякого рода воздействиям. Возможно, что при повторном воздействии засухой на формирующийся организм из года в год претерпеваемые изменения могут закрепиться, норма требований, т. е. в данном случае устойчивость, организма может сдвинуться.

Практически наиболее важным было бы выявить такие условия, которые могли бы оказать более глубокое и длительное воздействие на природу засухоустойчивости, но и выяснение условий, временно закаляющих растение к засухе, хотя бы в пределах одного поколения, не лишено практического интереса. Ведь до сих пор у нас нет никаких определенных данных о том, как влияет происхождение семян, т. е. условия выращивания родителей, на засухоустойчивость потомства. Мы не знаем, снизится ли засухоустойчивость, если мы возьмем зерно от родителей, выросших во влажный год или во влажной местности. Нет достаточной теоретической обоснованности и при подборе материала различного происхождения при сортоиспытании.

Необходимо оговориться, что, приступая к изучению этого вопроса, мы, конечно, не ставили себе задачи разработать «рецептуру» воздействия засухой на растение в целях повышения его стойкости. Вряд ли кто-либо станет специально создавать условия засухи для «воспитания» и подвергаться при этом риску снижения урожая, если есть хотя какая-нибудь возможность обойтись без засухи. Вопрос здесь может итти лишь о направленном рациональном выборе посевного материала.

У нас имеются значительные площади, где борьба с засухой стоит еще во всей своей остроте, где, с одной стороны, на отдельных участках или в отдельные годы мы получаем зерно «засушливого происхождения», и куда, с другой стороны, мы должны подбирать засухоустойчивый посевной материал. Возникает вопрос, в каком направлении вести отбор и зерну какого происхождения нужно отдать предпочтение в качестве посевного материала для засушливых районов, чтобы обеспечить высокие устойчивые урожаи как во влажные, так и в засушливые годы.

Чтобы ответить на эти вопросы, нужно знать, какое влияние оказывают условия выращивания материнских растений на засухоустойчивость потомства.

2. Общая схема и методика

Работа по изучению влияния воздействия засухой на родителей на засухоустойчивость потомства начата с яровой пшеницей на Горьковской гос. селекционной станции в 1938 г. За 2 года работы были поставлены следующие вопросы:

1. Как влияет воздействие на родителей у разных сортов на засухоустойчивость потомства.
2. В каком возрасте воздействие засухой на родителей оказывает наиболее сильное влияние на засухоустойчивость потомства.
3. Насколько длительно сохраняется эффект от воздействия засухой в отношении последующих поколений.
4. Какое влияние оказывает повторное воздействие в течение ряда поколений на засухоустойчивость потомства.
5. Как сказывается на засухоустойчивости потомства отбор по мощности колоса на влажном и засушливом фоне.

Второй вопрос разрешался на случайных комбинациях, взятых из других опытов, так как систематическая подготовка опытного материала проведена лишь в 1939 г. По вопросам 3 и 4 имеются данные лишь по 2 поколениям в связи с двухлетней давностью работы.

Как подготовка материала, так и его испытание проводились в подвижных засушниках (разработанных на Горьковской гос. селекционной станции)—парных легких фанерных навесах на деревянных колесах с шириной захвата в 2,80 м, накатывающихся встречно по деревянным рельсам на делянки 1,20 м шириной и 7 м длиной.

Сорта или варианты высевались поперечными рядками по 2—3 рядка в 2 повторностях по 95 зерен в рядке. Учитывались внутренние 100 см рядка.

При помощи засушников создавалась 30-дневная июньская засуха, характерная для Горьковской области, захватывающая у ранних сортов критический период перед колошением, у поздно колосящихся сортов — выход в трубку.

К засушникам имелся контроль, который в случае отсутствия осадков получал дополнительный полив.

Взятый для опытов материал 1938 г., выращенный в 1937 г., оказался удачным для выявления значения засухи, т. е. лето было достаточно влажное и при исключении осадков получились контрастные фоны.

В 1938 г. контрастность июньского фона была уничтожена последующей естественной июньско-августовской засухой, воздействовавшей на оба фона в период созревания. Поэтому результаты испытания потомства 1938 г. менее эффективны.

В опытах 1938 г. для испытания семян от растений с контрольного и засушливого фонов отбирались вручную лучшие зерна. Браковалось около 25—30%. Для опытов 1939 г. посевной материал отбирался не по зерну, а по мощности и выполненности колоса. Браковалось 60—75% колосьев.

3. Влияние воздействия засухой на родителей на засухоустойчивость потомства разных сортов яровой пшеницы

В табл. 1 и 2 приведены результаты изменения засухоустойчивости в зависимости от происхождения семян с контрольного или засушливого фона. Для оценки засухоустойчивости приводится урожай зерна 100 растений в засушниках. В первой половине таблицы приведены урожаи от семян тех же происхождений, но на контрольном фоне. К сожалению, как мы уже оговаривались, в 1938 г., а также и в 1939 г. это не был вполне выдержанный контрольный фон, так как он испытал июльско-августовскую засуху. Кроме того, не по всем сортам хватало семян для сравнения на обоих фонах. Между тем, сравнение урожайности на контрольном фоне необходимо, чтобы выяснить, будет ли большая засухоустойчивость совпадать с большей урожайностью и во влажный год.

Таблица 1

Влияние происхождения семян на засухоустойчивость потомства. Урожай зерна на 100 растений, в граммах. Испытание 1938 г.

Сорт	Фон испытания	Контроль 1938 г. (засуха июль-авг.)		Засушники 1938 г. (засуха июнь-авг.)	
	фаза развития во время засухи 1937 г.	семена с контр. 1937 г.	семена из засушн. 1937 г.	семена с контр. 1937 г.	семена из засушн. 1937 г.
0496 Гордеиформе	Трубка — колосоносн. вздутие	30,9	42,5	25,3	22,0
01 Гордеиформе	Трубка — колосоносн. вздутие	50,9	—	29,1	29,8
01021 Эритросперм	Начало колошения	56,4	36,6	23,4	28,9
28535 Эритролейкон	Колошение	36,5	—	21,3	20,8
1765/225 Эритросп.	Трубка	37,8	52,2	23,3	27,6
1765/339 Лютесценс	„	48,4	52,3	23,8	27,9

Из 19 случаев сравнения в 14 случаях получилось повышение засухоустойчивости, т. е. урожайности в условиях засухи у потомства, взятого от родителей с засушливого фона, в 3 случаях не было существенной разницы и только в 2 случаях получилось снижение. Как в 1938 г., так и в 1939 г. контрольный фон, благодаря очень резкой засухе этих 2 лет, несмотря на поливы, тоже являлся фоном испытания засухоустойчивости, лишь несколько ослабленным поливами, поэтому мы и его включили в число «случаев» сравнения. Между сортами резких различий не наблюдалось. Мало отзывчивы или даже отрицательно реагировали на закалку твердые пшеницы.

Таблица 2

Влияние происхождения семян на засухоустойчивость потомства. Испытание 1939 г.

Сорт	Фон испытания	Контроль 1939 г. Естеств. засуха, ослабл. поливом		Засушники 1939 г. Суровая июньская засуха, ослабл. июльская засуха	
	фаза развития во время засухи 1938 г.	семена с контр. 1938 г.	семена из засушн. 1938 г.	семена с контр. 1938 г.	семена из засушн. 1938 г.
28535 Эритролейкон	Цветение	36,2	40,7	22,8	24,9
01021 Эритроспер.	Колошение	47,8	—	40,3	42,4
062 Лютесценс . .	"	34,4	—	26,0	28,4
1765/339 Лютесценс	Трубка—колосн. вздутие	48,2	—	36,0	38,5
02351 Лютесценс .	Колошение	42,8	—	23,1	36,6
02351 (из сосуда)	"	41,0	—	26,8	36,8
3591/37 Нигроар .	"	46,1	—	23,2	22,2
3591/36 Нигроар .	"	50,6	—	30,6	37,3

4. Влияние возраста родителей во время воздействия засухой на засухоустойчивость потомства

В табл. 3 сведены результаты по изучению влияния возраста родителей при воздействии на них засухой на засухоустойчивость потомства. Опыты эти чисто ориентировочные, не охватывают систематически всех возрастов, так как не было специально подготовленного материала. Из этих немногих отрывочных опытов все же вытекает предварительный вывод, что эффект по повышению засухоустойчивости тем больше, чем позже воздействует засуха на родителей. Наиболее сильный эффект оказывает засуха, воздействующая в период налива зерна, т. е. начального роста и развития зародыша будущего семени.

Таблица 3

Влияние возраста при воздействии засухой на родителей на засухоустойчивость потомства

Сорт	Фаза развития родителей при воздействии на них засухой	Урожай 100 раст. потомства в засушн.	Контроль принят за 100
01021	Контроль (без засухи)	23,4	100
	Засуха до колошения	28,9	119
	" в период налива	42,3	180
1765/295	Контроль (без засухи)	20,2	100
	Засуха в период кущения	23,7	117
	" выхода в трубку	20,2	100
	" выколашивания	25,6	126
28535	Контроль (без засухи)	22,8	100
	Засуха I. Окончание засухи за день до колошения	23,5	103
	Засуха III. В период цветения . . .	24,9	109
	Засуха III. В период налива	29,8	131

По вопросу о длительности сохранения эффекта от воздействия засухой на последующие поколения мы не приводим данных, так как опыт был при-

веден только по одному сорту, и различия оказались столь незначительными, что не выходят за пределы ошибки опыта.

Но, по всей видимости, мы здесь имеем в основном явление временной закалки, наиболее резко сказывающейся в потомстве первого поколения.

5. Влияние степени и повторности воздействия засухой из года в год на засухоустойчивость потомства

По этому вопросу имеются данные одного и двух лет воздействия засухой различной степени интенсивности. Результаты сведены в табл. 4. Опыты показывают, что для повышения засухоустойчивости потомства имеет значение не только момент воздействия засухой на материнские растения, но и ее интенсивность. Очень слабая однократная засуха (варианты 1 и 5), равно как и очень сильная засуха, подавляющая развитие зерна на материнском растении, о чем можно судить по весу 1000 зерен (вар. 10 и 13), а также и воздействие засухой повторно в течение двух лет при условии жесткой засухи (вар. 3 и 7) не приводят к заметной закалке (вар. 5 и 13), в некоторых же случаях обусловливают даже угнетение потомства и понижение урожайности на засушливом фоне (вар. 7 и 10).

Таблица 4

Влияние засухи разной интенсивности и повторности на засухостойчивость потомства

№ варианта	Сорт	Условия водного режима		Вес 1000 зерен посевн. материала	Урожай зерна 100 раст. в засушн. в 1939 г.	
		в 1937 г.	в 1938 г.		г	относ.
1	1765/265	Контроль	Контроль (слаб. засуха)	28,50	34,8	100
2	1765/265	„	Сильная засуха	25,52	45,9	132
3	1765/265	Засуха в колошен.	Сильная засуха	25,86	41,9	120
4	01021	Контроль	Амбар	40,67	40,3	100
5	01021	„	Контроль (слаб. засуха)	33,84	41,5	103
6	01021	„	Сильная засуха	32,60	42,2	104
7	01021	Засуха в колошен.	Сильная засуха	35,60	35,2	87
8	062	Контроль	Контроль (сосуды)	39,70	29,4	100
9	062	„	Засуха в трубку	40,40	34,1	116
10	062	„	Засуха в колош. — —цвет	31,81	23,8	81
11	1765/339	„	Амбар	39,54	38,5	100
12	1765/339	„	Контроль (слаб. засуха)	31,15	36,0	93
13	1765/339	Засуха в трубкован.	Сильная засуха	28,90	38,5	100
14	1765/339 (опыт 1938)	Сильная засуха (1936)	Контроль (1937)	39,92	23,8 (1938)	100
15	1765/339 (опыт 1938)	Сильная засуха (1936)	Засуха в трубку (1937)	36,28	27,9 (1938)	117

Таким образом, если мы хотим иметь засухоустойчивый посевной материал для засушливых условий, нужно подбирать семена не со всякой засухи, а от материнских растений, выросших при таком сочетании условий, которые не слишком сильно угнетали развитие и дали возможность развиваться более или менее полновесному зерну. Сильно угнетенное, щуплое зерно не дает жизнеспособного засухоустойчивого потомства.

6. Значение отбора по мощности колоса для повышения засухоустойчивости потомства

В условиях засухи мы обычно встречаемся с довольно значительной пестротой в степени развития растений: на ряду с растениями с недоразвитым колосом или со слабо развитым, но совершенно пустым колосом, мы встречаем растения с достаточно крупным, ровным, выполненным колосом. В табл. 5 приводим типичный пример состава пробы из 50 растений с засушливого фона (засушники) по одному из анализов 1939 г. сорта 01021.

Таблица 5

Характеристика пробы в 50 растений с засушливого фона по длине колоса и числу развитых колосков

Длина колоса	3,5 см	4—5 см	5,5—6,5 см	7—8 см	8,5 см
Число растений	1	8	22	17	2
Число развитых колосков в колосе	4—6	7—8	9—10	11—12	13
Число растений	6	12	12	14	6

Как видно из табл. 5, в одной пробе из 50 растений мы встречаем колосья в 3,5 и 8,5 см длиной и колосья с 4 и с 13 развитыми колосками.

Возможно, что такая амплитуда объясняется случайными различиями в условиях микрорельефа, развитии корневой системы и т. п., способствовавших укреплению одних растений и подавлению других, но нужно думать, что, кроме этого разнообразия условий, здесь могут играть роль и природные индивидуальные различия и уклонения в засухоустойчивости отдельных растений.

Для выяснения вопроса, существуют ли наследственные различия в засухоустойчивости отдельных растений и являются ли различия в мощности колоса на засушливом фоне проявлением этих различий в засухоустойчивости, по двум сортам: 01021 и 062 было проведено сравнительное испытание засухоустойчивости потомства от растений, отобранных по мощности колоса и от «остатка» от отбора.

Одновременно по одному сорту было проведено испытание стойкости потомства от отборных колосьев и от остатка от отбора с увлажненного контроль-

Таблица 6

Значение отбора по мощности колоса для повышения засухоустойчивости потомства

Сорт	Происхождение посевного зерна	Характеристика колоса материнск. растения		Урожай 100 раст. потомства в засушн.	Урожай остатка от отбора взят за 100
		длина колос.	число разв. колос.		
01021	Отбор сильных колосьев на засушливом фоне	6—7	9—12	43,9	114
01021	Остаток от отбора	4—6[1]	5—9	38,5	100
062	Отбор сильных колосьев на засушливом фоне	5,5—7	9—11	28,4	131
062	Остаток от отбора	4—5	5—9	19,5	100
062	Отбор сильных колосьев на контрольном фоне	6,5—8	10—12	31,9	93
062	Остаток от отбора	4—7	6—11	34,3	100

[1] Цифры отбора и остатка часто заходят, так как не всегда размер характеризует качество колоса.

ного фона, чтобы выявить, играет ли здесь роль просто отбор здорового крупного полновесного посевного материала или специфический момент отбора, именно с засушливого фона по признаку засухоустойчивости. Результаты сведены в табл. 6.

Как видно из табл. 6, отбор по мощности колоса на фоне засухи, повидимому, дает возможность выделить более стойкие к засухе растения; остается только еще проверить на дальнейшем потомстве этих отобранных растений, насколько прочно и длительно сохраняются эти отклонения, для чего дальнейшие поколения этих растений будут испытываться на засухоустойчивость.

Отбор по мощности колоса на влажном фоне не дает эффекта, что вполне понятно: на влажном фоне могут выделиться растения, вовсе не обладающие свойством засухоустойчивости. Сопоставление данных, полученных от отбора на засушливом и влажном фонах, подчеркивает, что дело не просто в отборе более мощных растений, а в специфических свойствах растений, выделившихся в условиях засухи.

Если такой отбор действительно окажется эффективным не только на один год, то можно поставить вопрос о повышении засухоустойчивости сорта путем проведения массового отбора лучших колосьев, используя для этого специально засушливые годы и местности. По малому масштабу проведенных работ их результаты можно пока считать лишь ориентировочными, и требуется более широкая их проверка в масштабе производства, но даже эти результаты все же заставляют подумать над вопросом о значении места и года происхождения семян при выборе посевного материала для засушливых районов и о возможностях повышения стойкости направленным отбором в засушливые годы.

Выводы

На основании приведенных выше результатов по изучению зависимости засухоустойчивости яровой пшеницы от условий развития родительских форм можно сделать следующие выводы:

1. Первое поколение от материнских растений, испытавших засуху, обнаруживает повышенную засухоустойчивость.

2. Наибольшее повышение стойкости получается при воздействии засухой на родителей в период налива зерна.

3. Эффект от воздействия засухой зависит не только от возраста, но и от интенсивности засухи. Очень слабая, равно как и чрезмерно сильная, из года в год повторяющаяся засуха, приводящая к сильному угнетению материнских растений и формирующегося зерна, может не только не повысить его засухоустойчивости, но даже обусловить ее снижение.

4. Отбор лучших крупных колосьев на фоне засухи эффективен в повышении засухоустойчивости следующего поколения, тогда как отбор на контрольном влажном фоне не дает эффекта по засухоустойчивости.

5. Из приведенных результатов напрашивается практический вывод, что при подборе посевного материала для засушливого района не следует ориентироваться на зерно из влажных районов. Выбирать зерно следует из таких местностей, где сочетание засушливых условий совпало с наливом зерна, и притом не настолько суровых, чтобы привести к развитию угнетенного неполновесного зерна.

Необходимо проверить, в целях разработки приема повышения засухоустойчивости, эффективность массового отбора по мощности колоса в засушливые годы.

Государственная селекционная станция
г. Горький

Поступило
13.V.1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Генкель П. А. и Никитин П. С., О предпосевном закаливании овса к засухе в условиях вегетац. опыта, Изв. Пермск. биол. н.-и. ин-та, 9, стр. 327—335, 1935.
2. Генкель П. А. и Колотова С. С., О предпосевном повышении засухоустойчивости и солеустойчивости растений, Тез. докл. Сов. по физиологии растений, Изд. АН, стр. 124—125, 1940,
3. Ершов В. И., Устойчивость различных экологических типов овса к почвенной засухе, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. III, № 8, стр. 65—100, 1935.
4. Коломиец И. А., Распределение периодов полива и засухи по стадиям развития растений как метод управления урожаем, Докл. АН, т. 4, № 5—6, стр. 331—337, 1934.
5. Кондо И. Н., О влиянии внешних условий и фаз развития на устойчивость растений к почвенной засухе, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 27, вып. 5, стр. 129—165, 1931.
6. Красносельская-Максимова Т. А. и Кондо И. Н., Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. III, № 3, стр. 191—216, 1933.
7. Красовская И. В., Устойчивость к почвенной засухе яровых пшениц мировых растительных ресурсов, рукопись, 1935.
8. Нестерова Е. И., Устойчивость к почвенной засухе нескольких сортов яровой пшеницы, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. III, № 8, стр. 31—51, 1935.
9. Смирнова А. Д., Предпосевная обработка семян по методу Генкеля, Труды Конф. по почв. и физиол. раст., Саратов, т. 2, стр. 338—342, 1937.
10. Стефановский И. А., Засухоустойчивость ячменей различного географического происхождения, Изд. ВАСХНИЛ, Дисс. раб., № 2, 58 стр., 1936.
11. Стефановский И. А., Засухоустойчивость пшениц различного географического происхождения, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. У-А, № 3, 1937.
12. Туманов И. И., Недостаточное водоснабжение и завядание растения, как средства повышения его засухоустойчивости, Труды по прикл. бот., ген. и сел., т. 16, в. 4, 1926, стр. 293—400.

IRENE KRASOVSKY. EFFECT OF CONDITIONS AT TIME OF SETTING AND RIPENING OF SEEDS ON THE DROUGHT RESISTANCE OF WHEAT

SUMMARY

On the basis of an investigation of the relation between the drought resistance of the progeny and the conditions of development of the parental forms, we hav come to the following conclusions:

1. The first generation from mother plants that have suffered from drought show increased drought resistance.
2. The highest resistance is produced, when the plants are subjected to drought during the period of the filling out of the kernels.
3. This effect of drought depends not only on the time of its occurrence but on its intensity. A very slight drought or an exceedingly severe drought recurring year after year and producing a deleterious effect upon the mother plants and the kernels in process of formation may not only not increase the drought resistance of the progeny but even cause it to decrease.
4. Selection of the best and largest spikes from plants that have been subjected to drought contributes to the drought resistance of the next generation, while such selection from control plants that have been supplied with adequate moisture does not have such an effect.
5. From the results obtained from our investigation we may draw the practical conclusion that in selecting seed material for an arid region one should not take seed from humid regions. The seed should be taken from localities where drought occurred at the time of the filling out of the grain and was not so severe as to result in the development of weak, under-weight seed. It is also necessary to test the effectiveness in drought years of mass selection for vigor of spike development with the aim of increasing drought resistance.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

И. Н. ГАЛЬЧЕНКО

О ПОЛЕГАНИИ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ОРОШЕНИИ

Представлено академиком **А. Н. Бахом**

Одним из важнейших препятствий к получению возможно более высоких урожаев пшеницы при орошении является ее полегание.

Работая в течение 6 лет, с пшеницей в условиях орошения, мы ежегодно наблюдали ее полегание особенно в более влажные годы. Пока опыты проводились на относительно низком агротехническом фоне, полегание пшеницы было незначительным и мало отражалось на урожае зерна. Когда же была поставлена задача получения рекордных урожаев зерна яровой пшеницы при орошении, что потребовало создания высокого агрофона: значительного повышения оросительных норм и доз удобрений, а также норм высева, тогда полегание приняло угрожающие, а временами и катастрофические размеры.

В наших опытах 1937 г. потери зерна от полегания орошаемой яровой пшеницы составили около 15 ц на га, т. е. около 35% урожая. На Безенчукской опытной станции, по указанию Зайцева (1940), снижение урожая зерна озимой пшеницы от полегания достигало 50%. Без преувеличения можно сказать, что именно полегание явилось в наших опытах главным затруднением к достижению намеченного нами урожая зерна пшеницы не менее 50 ц с га. При этом оно наблюдалось не только во влажные, но и в сухие годы, хотя и в несколько более слабой степени. Массовый характер имеет полегание пшеницы и на полях стахановцев земледелия, как это мы могли наблюдать в колхозах Ершовского и Пугачевского районов Саратовской области. Следствием полегания, кроме значительного недобора зерна, является ухудшение его качества и затруднение в проведении механизированной уборки.

Борьба с полеганием должна быть поэтому признана одной из самых первоочередных задач в орошаемом земледелии, тем более, что полегать может не только пшеница, но и самые разнообразные культуры. Нельзя при этом мириться с возникающими кое-где настроениями в пользу более низкого агротехнического фона при орошении. Необходимо добиваться того, чтобы орошаемые культуры, в особенности пшеница, могли полностью использовать самые благоприятные условия питания и водного режима, чтобы стебли пшеницы могли, не сгибаясь, выдерживать крупные тяжелые колосья с полновесным зерном.

Но для этого необходима большая углубленная работа, потому что в обычно применяемом комплексе агротехнических мероприятий в орошаемом земледелии очень часто те приемы, которые направлены на повышение урожая, одновременно усиливают и полегание, и поэтому нужна разработка иных приемов или иных их комбинаций, при которых, на ряду с повышением урожая, достигалась бы и достаточная устойчивость колосоносных стеблей.

По вопросу полегания хлебов в неорошаемых условиях имеется относительно большая литература, но почти ничего нет о полегании их при орошении. Между тем, полегание растений в условиях орошения имеет свою специфику. Но даже и для неорошаемых культур до настоящего времени не разработаны надежные

меры борьбы с полеганием, а о причинах, вызывающих его, существуют нередко противоположные мнения. Вследствие этого нам пришлось одновременно вести опыты в двух направлениях: изучать причины полегания пшеницы и намечать меры борьбы с полеганием.

Опыты проводились в 1938 г. на Ершовском опытно-мелиоративном участке Института зернового хозяйства юго-востока СССР. В экспериментальной части работы принимал участие научный сотрудник П. Т. Дедов. Почва участка темно-каштановая. Сорт — твердая яровая пшеница Мелянопус 069. Фон, на котором проводились опыты, следующий: поле в 1937 г. засевалось кукурузой, затем, в виду редких всходов и засоренности, в июне было вспахано на глубину 20—22 см. Перед посевом проведена культивация с боронованием и заделкой удобрений. Кроме того, удобрения вносились также и в подкормках.

За лето было дано три подкормки: при первом, втором и четвертом поливах. В течение вегетационного периода было внесено в почву азота 110 кг, фосфора 150 кг и калия 70 кг на га, со следующим распределением: перед посевом — азота 20 кг и фосфора 70 кг; с первым поливом — азота 35 кг, фосфора 20 кг и калия 40 кг; со вторым поливом — азота 35 кг и фосфора 30 кг; с четвертым поливом — азота 20 кг, фосфора 30 кг и калия 30 кг. Норма высева: 450 всхожих зерен на квадратный метр, или 155 кг семян на га. Поливы давались исходя из состояния растений и влажности почвы.

В виду исключительно засушливого вегетационного периода потребовалось дать пшенице пять поливов: в начале кущения, в стеблевание, перед колошением, в начале образования зерна и в начале молочной спелости. Общая оросительная норма 4000—4500 м³ на га.

Полегание растений оценивалось глазомерно, по несколько видоизмененному методу Гарбера и Олсона. Делянки каждого варианта получали по два балла; первым баллом характеризовался размер полегания, а вторым степень полегания (табл. 1). Для большей объективности оценка всегда производилась не одним, а двумя научными работниками.

Таблица 1

Глазомерная шкала полегания

Шкала площади полегания		Шкала степени полегания		Примерная высота травостоя в см
балл	характеристика балла	балл	характеристика балла	
1,0	20% площади	0,0	Растения стоят прямо . . .	110—120
1,5	30% „	1,0	Растения слегка наклонились	—
2,0	40% „	2,0	Растения наклонились . . .	—
2,5	50% „	2,5	Растения сильно наклонились	—
3,0	60% „	3,0	Растения полегли	50— 60
3,5	70% „	3,5	Растения значительно полегли	—
4,0	80% „	4,0	Растения сильно полегли . .	—
4,5	90% „	4,5	Растения очень сильно полегли	—
5,0	100% „	5,0	Растения чрезвычайно сильно полегли	20— 30

1. Влияние минеральных удобрений на полегание пшеницы

Тесная зависимость между полеганием и питанием растений была отмечена рядом авторов. Так, например, еще Теер, а позднее Майер, Зеельгорст, Хелл, Дэвидсон и Ле-Клерк, Филлипс, Дэвидсон и Вейхе (1931) и другие причину полегания хлебов связывали, главным образом, с избытком питательных веществ

в почве и прежде всего нитратов. Такого же порядка указания находим в учебниках и руководствах Прянишникова (1931), Рислера (1888), Ресселя (1933), Новацкого (1930) и др. Во Франции считается даже агрономическим правилом не сеять пшеницы по свежему навозному удобрению из-за опасения ее полегания.

В отношении калия широко распространено мнение о том, что он способствует крепости растений (Щербаков, 1938). Блетни и Буколей, например, указывают, что под влиянием дополнительных доз калия стебли злаков становятся крепче. Альтен и Геце обнаружили слабое развитие механических элементов у растений, испытывавших недостаток в калийном питании. Табс на основании своих исследований пришел к заключению, что с прибавлением калия отрицательное действие азота понижается.

О роли фосфора в полегании хлебов имеются противоречивые данные. Грандо (см. ж. Сельск. хозяин, 1901), например, считал, что фосфор повышает сопротивляемость хлебов к полеганию. Такой же точки зрения придерживался Малерт (1902). А Торн и Гиккман указывают на полегание пшеницы, удобренной фосфором. Многие исследователи все же придерживаются той точки зрения, что фосфор повышает устойчивость пшеницы к полеганию.

Для выяснения влияния удобрений на полегание пшеницы, культивируемой в условиях орошения, нами были проведены опыты с односторонним, двусторонним и полным удобрением. Но прежде чем перейти к изложению результатов опыта, необходимо сказать несколько слов о самом характере полегания.

В опытах 1938 г. мы имели дело с прикорневым полеганием. Такого же типа полегание мы наблюдали и в предыдущие годы. Повидимому, в орошаемых условиях прикорневое полегание является основным типом. Это полегание описал еще Краус, но в неорошаемых условиях оно встречается редко, хотя Кауземан (1902) считает полегание такого типа весьма распространенным.

Во время поливов почва сильно разжижается. Растения на такой разжиженной почве при малейшем дуновении ветра ложатся целиком, не сгибаясь. При этом основание стебля значительно смещается и в почве отчетливо видна ямка в месте первоначального расположения стебля. После подсыхания верхнего слоя почвы растения иногда приподнимаются благодаря упругости корней и стебля. Чаще же всего поднятие растений происходит в узлах, отчего образуются характерные для полегших растений изгибы стебля.

В наших опытах полегание пшеницы произошло в начале молочной спелости. Более раннее полегание, в колошение — цветение, было лишь на отдельных вариантах с повышенными дозами азота и с повышенной нормой высева. У большинства же вариантов ко времени колошения — цветения растения были лишь в различной степени наклонены. В начале молочной спелости, при пятом поливе, полегание стало массовым и в дальнейшем уже сколько-нибудь значительного поднятия растений не происходило.

Степень полегания и процент полегших растений были резко различны по вариантам. Так, пшеница, получившая полное удобрение, почти полностью полегала (90%). Высота травостоя после полегания не превышала 50—60 см. Неудобренная же пшеница совершенно не полегала, она имела лишь весьма слабый наклон в 1,0 балла и то не на всей площади посева (40%) (табл. 2).

Таблица 2

Влияние полного удобрения на полегание пшеницы

Варианты	Урожай зерна на га	Вес 1000 зерен в г	Оценка полегания в баллах	
			площадь	степень
Полное удобрение	43,0	37,6	4,0	3,5
Без удобрений	35,3	39,1	2,0	1,0

Полеганию пшеницы в сильной степени способствовало азотистое удобрение (табл. 3). Пшеница, удобренная одним азотом, так же сильно полегала, как и при полном удобрении. На делянках, удобренных одним азотом, полегших растений было 70%, против 90% на делянках с полным удобрением.

Таблица 3

Влияние односторонних удобрений на полегание

№ варианта	Внесено элемента, в кг на га			Сроки и дозы внесения удобрений				Урожай зерна в ц в переводе на га	Вес 1000 зерен в г	Оценка полегания в баллах	
	N	P	K	перед посевом	с 1-м поливом	с 2-м поливом	с 4-м поливом			площадь	степень
1	110	—	—	20	30	30	30	32,2	—	3,5	3,0
2	—	150	—	70	20	30	30	43,8	34,2	5,0	2,5
3	—	300	—	85	80	85	50	33,1	38,2	1,5	1,0
4	—	—	110	20	30	30	30	31,3	37,5	1,5	2,0
5	—	—	220	60	55	55	50	36,6	38,8	0,0	0,0

Фосфорнокислое удобрение, наоборот, способствовало устойчивости пшеницы к полеганию. При одинарной дозе фосфора (150 кг) растения заметно наклонялись, но с повышением дозы фосфора в два раза степень наклона значительно уменьшилась: растения на площади 30% лишь слегка наклонялись (1,0 балла), на остальной же площади (70%) они стояли совершенно прямо.

Еще большую устойчивость к полеганию обнаружили растения, удобренные калием. На делянках, удобренных одним калием, пшеница не полегала, а растения только наклонялись и притом меньше, чем на делянках, удобренных фосфором. Значительно меньший был и процент наклонившихся растений. При двойной же дозе калия растения на всей площади не имели наклона.

В опытах с применением двусторонних удобрений пшеница также не полегала, но в зависимости от вносимых удобрений в разной степени наклонялась. На делянках, удобренных азотом, независимо от второго компонента, с которым он вносился, — с фосфором или калием, растения на площади 80—90% сильно наклонялись. Степень наклона достигала 2,5 балла (табл. 4).

Интересные результаты, с точки зрения полегания, получены на делянках, удобрявшихся фосфором и калием. При сравнительно высоком урожае зерна выше, чем на других удобренных делянках, пшеница лишь слегка наклонялась. Степень наклона растений не превышала 1,0 балла, против 2,5 балла при ином сочетании двусторонних удобрений и 3,5 балла при полном удобрении.

Таблица 4

Влияние удобрений на полегание

№ варианта	Внесено элемента в кг на га			Урожай зерна в ц в переводе на га	Вес 1000 зерен в г	Оценка полегания в баллах	
	N	P	K			площадь	степень
1	110	150	—	39,0	35,9	4,5	2,5
2	110	—	110	38,5	35,9	4,0	2,5
3	—	150	110	41,4	35,2	5,0	1,0

Примечание. Азотистое удобрение вносилось по варианту № 1, фосфорное по варианту № 2 и калийное по варианту № 4 (табл. 3).

В виду значительного влияния азотистых удобрений на полегание растений нами в качестве возможных мер борьбы с полеганием пшеницы изучались разные дозы азотистых удобрений и их соотношения с калием и фосфором. Опыты ставились в направлении снижения доз и оттяжки дачи растениям азота, а с фосфорными и калийными удобрениями, наоборот, в направлении повышения дозы. В целях краткости статьи приведем только некоторые результаты опыта.

1. Оттяжкой внесения азотистых удобрений до первого полива нам не удалось повысить устойчивость пшеницы к полеганию. Растения при этом полегали так же, как и на контрольном варианте, на котором азот вносился, начиная с предпосевной обработки почвы. Не дали положительных результатов и опыты с уменьшением дозы азота с 110 до 90 и 75 кг на га, с одновременной оттяжкой дачи его до первого и второго поливов. Размер и степень полегания на этих вариантах были практически такие же, как и на контрольном варианте. Возможно, что причиной этого было относительное богатство нашей почвы азотом.

2. Повышение дозы калия с 70 до 140, 210, 330 и даже 440 кг на га не способствовало на фоне азотистого удобрения устойчивости пшеницы к полеганию. Пшеница при повышенных дозах калия полегала так же, как и на контрольном варианте, на котором доза калия равнялась 70 кг на га.

3. Применение повышенных доз фосфора и калия, вносимых на фоне обильного азотистого удобрения, не только не повышало устойчивости пшеницы к полеганию, а, наоборот, способствовало более сильному и более раннему ее полеганию. Именно, при полуторной дозе фосфора и двойной дозе калия (220 и 140 кг) растения полегали так же, как и на контрольном варианте. А на делянках с полуторной дозой фосфора и тройной дозой калия (220 и 210 кг) на всей площади посева было чрезвычайно сильное полегание. Высота травостоя пшеницы после полегания не превышала 20—30 см, при 50—60 см на контрольном варианте.

II. Влияние интенсивности освещения на полегание пшеницы

Сакс еще в 60-х годах прошлого столетия подметил тесную связь между затенением растений и полеганием. Тимирязев указывал, что «в слишком быстром вытягивании соломин, сопряженном с недостаточным утолщением стенок и зависящем от взаимного затенения густо стоящих соломин, мы должны видеть настоящую причину полегания хлебов» («Жизнь растения», стр. 214). Краус, Персиваль,

Таблица 5

Влияние нормы высева на полегание

№ варианта	Норма высева в кг/га	Число растений на м² весной	Число стеблей на м² при уборке		Урожай зерна в ц/га	Вес 1000 зерен в г	Оценка полегания в баллах	
			всего	продуктивных			площадь	степень
				Рядовой посев				
1	70	137	257	233	30,4	36,6	3,5	2,0
2	85	164	280	254	35 2	35,0	4,0	2,0
3	120	221	331	292	42,3	37,5	4,0	3,0
4	155	274	379	328	38,9	35,6	4,0	3 5
5	175	308	401	370	39,6	35,3	4,0	3,0
6	260	563	608	572	30,9	32,4	5,0	5,0
				Широкорядный посев				
7	85	—	—	—	20,7	34,1	3,5	2,0

Уэльтон и Моррис, Ярошевский, Кузьменко (1930) и многие другие также придавали свету весьма важное значение в полегании растений.

Опыты по изучению влияния интенсивности освещения в травостое на полегание растений проводились на общепринятом нами агротехническом фоне, но с изменением норм высева и способов посева.

Опыты с различными нормами высева показали, что интенсивность освещения оказывает чрезвычайно сильное влияние на полегание растений (табл. 5). Так, при широкорядном двустрочном посеве пшеница не полегала. Не было также полегания в рядовом посеве при нормах высева 70 и 85 кг на га. При нормах высева 120, 155 и 175 кг на га основная масса растений полегала.

Чрезвычайно сильное полегание растений на всей площади посева было при норме 260 кг на га, причем полегание на этом варианте произошло значительно раньше (в колошение — цветение), чем на других вариантах, что в сильной степени снизило урожай и ухудшило его качество за счет щуплости зерна.

Еще более наглядные данные о роли интенсивности освещения в полегании пшеницы получены нами в опытах с высокими дозами удобрений, но изреженными посевами. Выше мы видели, что полное удобрение в сильной степени способствовало полеганию. Но сильно изреженные посевы, т. е. растения, не испытывавшие сколько-нибудь заметного взаимного затенения, не полегали даже при двойных дозах удобрений, что можно иллюстрировать следующими данными (табл. 6).

Таблица 6

Влияние нормы высева и удобрений на полегание

Норма высева в кг/га	Внесено элемента в кг/га			Оценка полегания, в баллах	
	N	P	K	площадь	степень
35	220	300	220	0,0	0,0
50	220	300	220	5,0	1,0

Таким образом на основании полученного экспериментального материала можно сделать следующие выводы.

1. Наши данные подтверждают данные других исследователей о том, что загущение посевов способствует полеганию растений. В наших опытах повышение нормы высева до 250 и больше зерен на квадратный метр приводило к полеганию растений, тогда как при редком посеве пшеница не полегала даже при повышенном полном удобрении. Но редкие посевы не обеспечивают максимально высокого урожая и этот прием не может быть рекомендован для орошаемого хозяйства.

2. При широкорядном двухстрочном посеве нормой высева 70 и 85 кг/га пшеница не полегала, хотя 70% растений наклонялось с силой в 2,0 балла. Но общий урожай с единицы площади при широкорядных посевах был сильно снижен, а потому и этот прием не может быть признан перспективным в целях борьбы за высокий урожай.

III. Влияние оросительных норм и числа поливов на полегание пшеницы

Исходя из общеизвестного факта, что полегание хлебов наиболее широко распространено во влажных районах и в годы, обильные осадками, мы решили попробовать путем изменения режима орошения найти возможные меры борьбы с полеганием, не снижая при этом урожая зерна.

Агротехнический фон, кроме режима орошения, был тот же, что и в опытах с удобрениями. Фактические сроки полива, поливные и оросительные нормы показаны в табл. 7.

Таблица 7

Влияние орошения на полегание

№ варианта	Число поливов	Сроки полива								Оросительная норма в м³ на га	Урожай зерна в ц/га	Оценка полегания в баллах	
		1-го	2-го	3-го	4-го	5-го	6-го	7-го	8-го			Площадь	Степень
1	4	14.V	4.VI	20.VI	6.VII	—	—	—	—				
2	5	14.V	30.V	13.VI	24.VI	6.VII	—	—	—				
3	6	14.V	30.V	10.VI	20.VI	29.VI	6.VII	—	—				
4	8	14.V	21.IV	30.V	4.VI	13.VI	20.VI	29.VI	6.VII				
5	8	14.V	21.IV	30.V	4.VI	13.VI	20.VI	29.VI	6.VII				
		Поливные нормы											
1	4	980	960	920	670	—	—	—	—	3530	38,9	2,5	2,0
2	5	1010	960	870	760	690	—	—	—	4290	41,0	3,0	3,0
3	6	720	750	960	700	710	720	—	—	4290	44,4	4,5	4,0
4	8	1220	1000	850	1010	800	640	760	700	6980	49,6	4,5	5,0
5	8	1410	930	880	930	710	700	760	700	7020	29,4	0.0	0,0

Из приведенных в табл. 7 данных видно, что чем больше было дано поливов и чем выше была оросительная норма, при обеспеченности растений минеральным питанием, тем сильнее полегала пшеница. При четырех поливах, с общей оросительной нормой в 3500 м³ на га, полегания не было. Растения на площади 50% наклонялись с силой в 2,0 балла.

При пяти поливах, с повышением оросительной нормы до 4300 м³ на га, уже было полегание растений на площади 60%. При одной и той же оросительной норме в 4300 м³ на га, но при шести поливах, полегание пшеницы усиливалось; растения на площади 90% имели оценку степени полегания в 4,0 балла, характеризующую очень сильное полегание, против 3,0 баллов при пяти поливах с той же оросительной нормой.

Наиболее же сильное и притом наиболее раннее полегание растений (в колошение — цветение) было при восьми поливах, с общей оросительной нормой в 7000 м³ на га. Степень полегания растений оценивалась в 5,0 балла. Неудобренная пшеница (вариант 5) при тех же восьми поливах и с той же оросительной нормой в 7000 м³ на га, совершенно не полегала и даже не наклонялась, но урожай зерна ее был значительно ниже.

Однако, несмотря на усиление полегания, мы наблюдали повышение урожаев как при увеличении числа поливов при одной и той же оросительной норме (варианты 1, 2 и 3), так и при увеличении и оросительной нормы вместе с увеличением числа поливов (вариант 4). Положительное действие обильного водоснабжения, таким образом, с избытком перевесило вредное влияние полегания.

Поэтому в целях борьбы с полеганием никоим образом нельзя итти на снижение оросительных норм или числа поливов, а необходимо прежде всего искать такие агротехнические приемы, которые позволили бы пшенице не полегать и в условиях оптимального водоснабжения и обильного удобрения, а потому давать еще более высокий урожай. В поисках таких приемов нами было поставлено несколько опытов ориентировочного характера, давших, как нам кажется, некоторые, не лишенные интереса, результаты.

IV. Изучение отдельных агротехнических приемов в качестве возможных мер борьбы с полеганием

В качестве возможных мер борьбы с полеганием нами изучались следующие агротехнические приемы: подкашивание растений, прикатывание посевов в кущение и в стеблевание, боронование посевов после первого полива с целью уничтожения трещин в почве, способствующих прикорневому полеганию, и углубление залегания узла кущения методом Бригинца. Но ни один из этих приемов, исключая подкашивание, не оказал существенного влияния на устойчивость растений к полеганию. Прикатывание же посевов в стеблевание даже усилило полегание и сильно снизило урожай зерна (табл. 8).

Опыт с подкашиванием растений представляет определенный интерес, так как подкошенная пшеница во всех шести повторностях совершенно не полегала и даже не имела ни малейшего наклона, и в то же время урожай ее был лишь незначительно снижен по сравнению с контролем.

Таблица 8

Влияние подкашивания на полегание

Варианты опыта	Высота растений, в см	Урожай зерна		Вес 1000 зерен		Оценка полегания в баллах	
		в ц|га	в %	в г	в %	площадь	степень
Неподкошенная пшеница (контроль)	111,2	43,0	100	37,6	100	4,0	3,5
Подкошенная пшеница	98,8	39,1	90,9	33,9	90,2	0,0	0,0
Прикатывание посевов в стеблевание	105,0	29,9	70,0	—	—	4,0	4,0

Подкашивание растений производилось ручной косой в период трубкования растений, через 35 дней после всходов, за 13 дней до колошения. Захватом косы срезались верхушки листьев по возможности ниже, но с таким расчетом, чтобы колосья не задевались. На развитии растений подкашивание сказалось тем, что, начиная с колошения, дальнейшие фазы наступали на 1—2 дня раньше. Средний урожай зерна на подкошенном варианте был равен 39,1 ц на га, т. е. лишь немного ниже, чем на контрольном. Но на отдельных повторностях урожай зерна достигал 40—41 ц на га и был равен урожаю некоторых повторностей контрольного варианта.

Необходимо отметить одну серьезную ошибку, допущенную нами при проведении опыта с подкашиванием. Из данных Походня (1902), Мавроди и Котельникова (1905) было известно, что подкашивание озимых хлебов дает положительные результаты в отношении урожая лишь при дождливой погоде. Несмотря на это полив подкошенной пшеницы не был произведен тут же после подкашивания, а лишь через 6 дней вместе с другими вариантами. Безусловно, это в сильной степени сказалось на снижении урожая, тем более, что во время подкашивания и после стояла очень жаркая и сухая погода.

Что урожай зерна подкошенной пшеницы при иных условиях мог быть не только не ниже, но и выше, по сравнению с неподкошенной пшеницей, могут свидетельствовать интересные данные Походня с подкашиванием озимой пшеницы. Походня (1902) произвел подкашивание пшеницы на разную высоту и получил следующие результаты с $1/_3$ десятины (табл. 9).

Подкошенная пшеница не полегала, а неподкошенная полегала, в результате подкошенная пшеница дала урожай зерна на 24% выше. Зерно у подкошенной пшеницы было более тяжеловесное.

Чем именно обусловливается благоприятное влияние подкашивания, пока не представляется возможным сказать с полной определенностью, для этого необ-

Таблица 9

Влияние подкашивания на полегание озимой пшеницы (Н. К. Походня)

	Урожай зерна		Урожай соломы		Вес четверти зерна в пудах
	в пудах	в %	в пудах	в %	
Неподкошенная пшеница	62,4	100	28,4	100	8,60
Подкошенная на половинную высоту . . .	77,4	124	22,9	80	9,15
Низко подкошенная . .	46,2	77	18,2	64	8,75

ходимы дальнейшие углубленные исследования. Можно только предположительно указать, что удаление самых верхних листьев и верхних частей более нижних листьев значительно облегчает вес надземных частей и позволяет поэтому соломине удерживать более тяжелый колос. Питание же колоса, повидимому, не страдает от удаления этих листьев, так как по данным акад. В. Н. Любименко удаление части листовой поверхности не снижает общего накопления растением органического вещества, так как при этом остальные листья начинают работать более энергично.

Возможно, что здесь мы имеем те же явления, что и при подрезке или чеканке, которые, как известно, при правильном применении не снижают, а повышают урожай.

Во всяком случае в результате подкашивания получается более выгодное соотношение между весом зерна и весом соломы, а это уменьшение отношения соломы к зерну, уменьшая общий вес побегов, несомненно, является важнейшим условием для уменьшения полегания или даже полного его устранения.

Итак, на основании полученных нами данных по изучению влияния отдельных агротехнических приемов на полегание яровой пшеницы можно сделать следующие выводы:

1. Определенно положительные результаты были получены с подкашиванием пшеницы во время трубкования. Подкашивание уменьшило вес надземных частей и предотвратило полегание и в то же время почти не снизило урожай зерна. Мы считаем поэтому, что прием подкашивания заслуживает дальнейшего более детального изучения и разработки в целях придания ему максимальной эффективности. Необходимо кроме того выяснить те изменения в ходе накопления органического вещества и других физиологических процессов, которые вызываются подкашиванием, с тем, чтобы на основе полученных данных внести в этот прием необходимые улучшения.

2. Боронование после первого полива (в кущение) и углубление узла кущения методом Бригинца не дали практически положительных результатов, а потому их нельзя рекомендовать в качестве приемов борьбы с полеганием яровой пшеницы.

3. Прикатывание посевов яровой пшеницы после кущения деревянным катком повлекло за собой более сильное и более раннее полегание и сильное снижение урожая зерна, поэтому его следует признать приемом, в условиях орошения, вредным.

Исходя из того факта, что основным типом полегания в условиях орошения является прикорневое полегание, обусловливаемое, главным образом, полным разжижением почвы во время полива, можно, как нам кажется, почти с полной уверенностью предполагать, что при орошении одним из успешных приемов борьбы с полеганием должно явиться создание в почве прочной комковатой структуры.

При наличии такой структуры поливные воды не должны долго задерживаться в верхних горизонтах почвы, вызывая ее разжижение и тем лишая прочной

опоры корневую систему растений, но будут быстро распределяться во всем корнеобитаемом слое. К сожалению, мы не имели возможности экспериментально проверить это предположение, так как каштановые почвы Ершовского участка, где мы проводили свои опыты, являются бесструктурными в результате долголетнего, почти бессменного, возделывания хлебных злаков, и для придания им структуры нужны правильные травопольные севообороты, в настоящее время лишь закладываемые.

Тем не менее, даже и не располагая экспериментальными данными по этому вопросу, мы полагаем, что на придание почве структурности необходимо обратить, в орошаемых условиях, самое серьезное внимание, так как, помимо ряда общеизвестных преимуществ, структура почвы должна явиться и эффективным приемом для борьбы с прикорневым полеганием, которое в настоящее время является настоящим бичом орошаемого хозяйства.

Серьезное внимание должно быть обращено также и на выработку путем селекции не полегающих при орошении сортов пшеницы. В настоящее время на орошаемых полях высеваются те же сорта, что и на неорошаемых, а между тем нетрудно понять, что наиболее приспособленные к культуре в засушливых условиях сорта никоим образом не могут оказаться наиболее подходящими для условий орошения, где они получают в изобилии и влагу и питательные вещества. При таком переходе от обычных для них суровых условий к почти оптимальным стандартные засухоустойчивые сорта развивают огромную вегетативную массу, чрезмерно удлиняют свои стебли и увеличивают вес надземных частей, не укрепляя их соответственным развитием корневой системы, а в результате полегают от перекорма.

Ведь мы уже видели, что все условия, способствующие более пышному росту нашей пшеницы Меланопус 069, способствуют и ее полеганию, что чрезвычайно затрудняет борьбу с этим нежелательным явлением.

Селекцию на неполегаемость необходимо вести в условиях орошения и притом обязательно на фоне высокой агротехники, при которой опасность полегания становится наибольшей. При этом необходимо отбирать растения с хорошо развитой корневой системой, с низкорослой, но крепкой соломиной и с повышенной способностью выносить затенение.

Только создание действительно не полегающих при орошении сортов в корне разрешит проблему надежного получения в орошаемых условиях рекордно высоких и устойчивых урожаев.

На эту сторону вопроса теперь же необходимо обратить самое серьезное внимание селекционных учреждений. Ведь до осуществления проекта орошения огромных площадей в Заволжье остается уже не так много времени, и если ко времени пуска в ход этой грандиозной оросительной системы сельское хозяйство не получит не полегающих при орошении сортов, оно будет нести периодически колоссальные убытки от полегания.

V. Морфологические и анатомические особенности стебля орошаемой яровой пшеницы в связи с ее полеганием

По вопросу о связи полегания с морфологическими и анатомическими особенностями растений существуют весьма различные мнения. Некоторые авторы: Шумахер, Вольни, Мольденгауер [см. сводку Garber and Olson, 1919] полагали, что полегание связано с уменьшением числа сосудистоволокнистых пучков и, в частности, количества одревесневших элементов в них.

На недостаток лигнина как на одну из причин полегания указывал также Сакс, а в последнее время Уэльтон и Моррис (1930). Однако Филипс, Давидсон и Вейхе (1931) пришли к обратному заключению. Они считают, что полегание скорее нужно связывать с избытком лигнина, а не с недостатком его. Альтергот и Сергеев (1934) отмечают анатомические признаки, по которым можно вести селекцию на неполегаемость. Однако это не совсем так. Пруцкова и сотрудники (1932), а также Гарбер и Ольсон (1919), в противоположность Альтерготу

и Сергееву, не могли обнаружить связи между отдельными анатомо-морфологическими признаками и полеганием растений.

Ряд исследователей, начиная с Либиха, одну из причин полегания усматривали в недостатке кремнезема в соломине. Но уже работами Сакса, Кнопа и ряда других авторов это мнение было сильно поколеблено, и, например, Рессель (1933), подводя итоги сороколетним опытам Ротамстедской опытной станции, указывает, что от внесения в почву кремнекислого натрия ни у ячменя, ни у трав солома не стала прочнее.

Но если по вопросу о связи между полеганием и анатомо-морфологическими признаками у неорошаемых растений и существуют в литературе хотя и противоречивые, но все же довольно многочисленные данные, то для условий орошения мы почти не имеем никаких данных. Поэтому мы считали необходимым произвести детальное сравнение стеблей пшениц, выращенных нами на различных фонах орошения и удобрений и при различной густоте стояния, по ряду важнейших как морфологических, так и анатомических признаков.

Из морфологических признаков мы выбрали следующие: общая высота растений, длина каждого из первых 4 междоузлий и длина колосоножки, диаметр 2-го и 3-го междоузлий (в которых обычно происходит изгиб) и их предельная нагрузка при изломе и, наконец, общая нагрузка на стебель. Все эти признаки мы сопоставляли со степенью полегания на соответствующих вариантах опытов. Результаты количественных определений вышеуказанных признаков приводятся в табл. 10.

Рассматривая данные табл. 10, видим, что общим показателем для всех вариантов, имеющим наиболее тесную связь с полеганием, является высота растений.

Все полегавшие растения, исключая сильно загущенные посевы, имели бо́льшую высоту, чем неполегавшие. На загущенных посевах уменьшение высоты растений произошло за счет слабого роста колосоножки, что, вероятно, зависело от более раннего (в колошение — цветение) полегания растений, нарушившего нормальный рост. Другого какого-либо показат ля кроме высоты растений, общего для всех полегших растений, нами не обнаружено.

Связь между полеганием растений и некоторыми отдельными показателями имеется на вариантах с различными нормами высева, т. е. там, где было резкое различие в интенсивности освещения среди травостоя. На загущенных посевах, с чрезвычайно сильным полеганием, растения имели несколько вытянутые междоузлия, малый диаметр стебля и слабую устойчивость стебля к излому.

На редких посевах, где полегания совершенно не было, растения имели более короткие междоузлия, больший диаметр стебля и сильную сопротивляемость стебля излому. Именно, на загущенных посевах длина 1-го, 2-го, 3-го и 4-го междоузлий, считая снизу вверх, равнялась 6,3—12,8—17,0—19,4 см, а на изреженных посевах эти показатели были соответственно равны 4,4—9,9—14,2—8,9 см. Диаметр междоузлий у первых равнялся 2,70 и 2,84 см, у вторых соответственно 3,25 и 3,65 см. Нагрузка, при которой происходил излом стебля, у первых равнялась 224,5 и 168,8 г, у вторых соответственно 639,0 и 521,0 г, т. е. в 2—3 раза выше.

Близко к варианту с нормой высева 70 кг на га примыкает широкорядный двустрочный посев, на котором также не было полегания.

Таким образом на вариантах, различавшихся по густоте стояния растений, а следовательно и по степени их взаимного затенения, мы получили данные, в общем согласные с данными других исследователей и, в частности, с указаниями Тимирязева. Именно, растения с загущенных посевов имели более слабую соломину, а следовательно, и более предрасположены к полеганию и притом к полеганию стеблевому.

Но и опасность прикорневого полегания также увеличивалась по мере загущения посевов пшеницы — по крайней мере того сорта, с которым мы имели дело, именно твердой пшеницы Меланопус 069. Произведенные нами наблюдения показали, что загущение посевов ослабляет развитие корневой системы:

Таблица 10

Морфологические особенности и степень полегания у растений различных вариантов опытов

№ п. п.	Краткое наименование вариантов	Длина междоузлий в см				Длина колосоножки в см	Высота растений в см
		1-го	2-го	3-го	4-го		
1	Контроль (пять поливов, полное удобрение)	5,4	10,8	17,1	20,9	51,0	111,3
2	Пять поливов без удобрений	3,7	10,0	17,1	21,8	50,4	108,5
3	Восемь поливов с удобрением	4,9	11,3	19,0	24,9	54,1	120,8
4	Восемь поливов без удобрений	4,2	10,1	17,7	21,4	50,8	108,0
5	Усиленное одностороннее азотистое удобрение	4,5	11,7	17,8	22,0	52,8	114,5
6	Усиленное одностороннее калийное удобрение	5,0	11,3	15,7	18,2	45,8	97,0
7	Подкашивание растений	5,8	11,9	14,4	18,0	46,2	98,8
8	Норма высева 260 кг на га	6,3	12,8	17,0	19,4	42,5	101,7
9	Норма высева 70 кг на га	4,4	9,9	14,2	18,9	49,2	103,8
10	Широкорядный посев нормой 85 кг на га	4,7	8,9	12,8	16,6	43,0	92,6
11	Контроль к нормам высева (5 поливов)	5,8	12,5	17,4	19,4	45,1	105,9

№ п. п.	Краткое наименование вариантов	Диаметр междоузлий в см		Нагрузка в г при изломе междоузлий стебля		Нагрузка в г на стебель		Оценка полегания в баллах	
		2-го	3-го	2-го	3-го	колосом	листьями	площадь	степень
1	Контроль (полное удобрение, 5 поливов)	3,28	3,60	439,5	378,0	2,73	0,28	4,0	3,5
2	Пять поливов без удобрений	2,92	3,36	371,2	324,2	2,04	0,30	2,0	1,0
3	Восемь поливов с удобрением	3,50	3,89	556,5	446,0	2,66	0,34	4,5	5,0
4	Восемь поливов без удобрений	2,90	3,26	396,0	351,0	1,94	0,28	0,0	0,0
5	Усиленное одностороннее азотистое удобрение	3,17	3,28	412,0	326,5	2,32	0,14	3,5	3,0
6	Усиленное одностороннее калийное удобрение	2,96	3,07	317,5	260,0	2,26	0,10	0,0	0,0
7	Подкашивание растений	3,20	3,27	373,0	286,0	2,48	0,10	0,0	0,0
8	Норма высева 260 кг на га	2,70	2,84	224,5	168,8	1,94	0,10	5,0	5,0
9	Норма высева 70 кг на га	3,25	3,65	639,0	521,0	2,94	0,40	3,5	2,0
10	Широкорядный посев с нормой 85 кг на га	3,24	3,60	729,0	610,0	3,10	0,48	3,5	2,0
11	Контроль к нормам высева	3,27	3,38	365,5	306,0	2,90	0,24	4,0	3,0

число узловых корней резко уменьшается, уменьшается также их толщина и диаметр распространения.

Наши данные, таким образом, вполне подтверждают указания Максимова и Лебединцевой (1924), что условия освещения надземных частей растений кладут очень глубокий отпечаток на развитие корневой системы, которая в притенении достигает гораздо меньших размеров, чем на полном свету. Приведем некоторые из сделанных нами подсчетов (табл. 11).

Таблица 11

Роль развития корневой системы при полегании

Культура	Норма высева в кг/г	Число первичн. корней на 1 растение	Число узловых корней на 1 растение	Всего корней на 1 растение	Оценка полегания в баллах	
					площадь	степень
Яровая пшеница .	260	6,0	7,4	13,4	5,0	5,0
„ „ .	120	5,4	12,6	18,0	4,0	3,0
„ „ .	70	5,3	15,3	20,6	3,5	2,0
Озимая „ .	—	6,4	55,2	61,6	0,0	0,0

Как видно из этой таблицы, связь между полеганием и развитием корневой системы выступает чрезвычайно резко. Это указывает, что в наших опытах мы имели дело действительно с полеганием прикорневым.

Интересно отметить устойчивость к полеганию озимой пшеницы. Густота ее травостоя была не меньше самого загущенного посева яровой пшеницы, а урожай зерна выше, но тем не менее она не полегала. Одной из причин этого — и может быть самой главной — является несравненно более мощное развитие корневой системы озимой пшеницы. И даже в те годы, когда и озимая пшеница полегала (1937), она в отличие от яровой легко поднималась после подсыхания верхнего слоя почвы, что, вероятно, также зависело от мощности и упругости ее корней.

Если теперь перейти к сравнению вариантов, получавших различные оросительные нормы и различные удобрения, то здесь мы уже найдем иную зависимость между полеганием и морфологическими признаками. Возьмем для примера два варианта — восьмиполивной с полным удобрением и пятиполивной с односторонним калийным удобрением. На восьмиполивном варианте было чрезвычайно сильное полегание растений, на пятиполивном варианте растения стояли совершенно прямо. Между тем, восьмиполивные растения имели более короткие первые два междоузлия, больший диаметр стебля (3,50 и 3,89 см против 2,96 и 3,07 см) и значительно бóльшую устойчивость стебля к излому (556,5 и 446,0 против 317,5 и 260,0 г). Они вообще были значительно мощнее развиты, чем пятиполивные с односторонним калийным удобрением.

Таким образом полегание пшеницы в условиях орошения не всегда сопряжено с сильным вытягиванием междоузлий, уменьшением диаметра стебля и слабой устойчивостью последнего к излому. Обильно политые и хорошо удобренные, а потому мощно развитые растения пшеницы, при мало различающихся по длине междоузлиях, имели стебли большего диаметра и с более высокой сопротивляемостью излому по сравнению с растениями, находившимися в худших условиях питания, а между тем полегали сильнее.

Из данных нагрузки на стебель колосом видно, что неполегавшие растения (за исключением изреженных посевов) имели более легкий колос, чем растения полегавшие. Так как определение нагрузки колосом на стебель учитывалось вскоре после полегания растения, не успевшего еще сколько-нибудь заметно сказаться на колосе, то можно заключить, что полегание в сильной степени связано также и с тяжестью колоса.

Интересные результаты получились при морфологическом анализе растений, подвергавшихся подкашиванию. По сравнению с контрольным пятиполивным, а тем более с восьмиполивным вариантом где наблюдалось сильное полегание в 3,5 и даже 5 баллов, подкошенные растения имели значительно более короткие 3-е и 4-е междоузлия (14,4 и 18 см против 17,1 и 20,9 см у контроля и против 19,0 и 24,9 см у восьмиполивного), более короткую колосоножку (46,2 против 51,0 и 54,1), а в силу этого и меньшую общую высоту (98,8 см против 111,3 и 120,8). Нагрузка на стебель была у них также значительно меньше и притом особенно

нагрузка листьями (0,10 г против 0,28 и 0,34 г), тогда как нагрузка колосом различалась не столь значительно (2,48 г против 2,77 и 2,66).

При этом не следует забывать, что нагрузка листьями очень сильно возрастает при дожде и ветре. Все эти различия, несомненно, и являлись важнейшей причиной того, что подкошенная пшеница совершенно не полегла. Интересно отметить, что по ряду показаний подкошенная пшеница приближается к получившей одностороннее калийное удобрение, которая также не полегла. Но урожай подкошенной пшеницы был значительно выше и, как мы уже отмечали, почти не уступал урожаю контрольного варианта.

Перейдем теперь к рассмотрению результатов анатомических исследований стебля пшеницы. Для этих исследований пробы были взяты в период цветения пшеницы, т. е. до полегания растений. Исследовалось второе нижнее междоузлие, обычно наиболее подверженное изгибам при полегании. Срезы производились обыкновенной бритвой и обрабатывались флороглюцином и соляной кислотой. В каждом варианте было просмотрено по 4 растения, по 5 срезов, всего 20 срезов на вариант. При измерении клеток в каждом срезе производилось по 10 измерений, всего 200 промеров на показатель. При измерении тканей в каждом срезе производилось по 20—30 измерений, всего 400—600 измерений на показатель. Результаты приведены в табл. 12.

Рассматривая данные табл. 12, можно сделать следующие заключения. Число сосудистоволокнистых пучков, величина их, а также толщина механического кольца и толщина паренхимы не обнаружили корреляции со степенью полегания растений. Не обнаружено нами также связи между величиной клеток эпидермиса, величиной клеток механической ткани, толщиной их стенок и полеганием растений. Наблюдается лишь некоторая связь между величиной клеток паренхимы и полеганием, именно: неполегавшие растения имели более мелкие клетки паренхимы, чем полегавшие.

Только на посевах с разной интенсивностью освещения в травостое (нормы высева) обнаруживается определенная связь между толщиной стенок клеток эпидермиса, механического кольца, паренхимы и полеганием растений. У полегавших растений стенки клеток эпидермиса, механического кольца и паренхимы были значительно тоньше, чем у неполегавших. Толщина внешних стенок клеток эпидермиса нижнего междоузлия при норме высева 260 кг на га равнялась 5,68 μ, механического кольца 2,73 μ и паренхимы 1,23 μ. Соответственно этому растения изреженных посевов (норма 70 кг на га) имели 8,74—5,03—2 μ.

Анатомические данные, таким образом, вполне согласуются с данными морфологическими. В условиях орошения основным типом полегания является полегание прикорневое и основной его причиной является разжижение почвы при поливах или сильных дождях. Чем мощнее развиты надземные части растений, тем более тяжелый колос они несут, тем труднее им противостоять полеганию, особенно если мощное развитие надземных частей не сопровождается соответственным развитием корневой системы. И при первом же сильном ветре, в особенности сопровождаемом ливнем, такие растения полегают. Особенно способствует полеганию избыточное азотистое удобрение, при котором наблюдается усиленное разрастание листьев при недостаточном укреплении стебля.

Иные причины способствуют полеганию при загущении посевов. Здесь важным фактором является все увеличивающееся взаимное затенение растений, при котором ослабляется прочность соломины и, кроме того, угнетается развитие корневой системы.

Таким образом нужно отметить, что полегание растений происходит под воздействием не одного какого-либо фактора, а многих, притом действующих в различных, иногда и прямо противоположных направлениях. Поэтому нам кажется вполне закономерным то, что далеко не всегда можно обнаружить связь полегания с определенными морфологическими и анатомическими особенностями растений, в особенности при корневом полегании, с которым мы как раз и имели дело.

Таблица 12

Анатомические особенности растений различных вариантов опытов.

Все измерения в микронах

Наименование вариантов	Клетки эпидермиса			Клетки механической ткани		Клетки паренхимы		Сосудистоволокнистые пучки			Толщина механического кольца	Толщина паренхимы	Оценка полегания в баллах	
	длина	ширина	толщина внешних стенок	диаметр	толщина стенок	диаметр	толщина стенок	число в механ. ткани	число в паренхиме	Площадь сечения			площадь	степень
1. Контроль (5 поливов + полное удобрение)	21,6	15,2	7,6	15,8	4,28	76,5	1,98	16	30	208 × 173	109	1129	4,0	3,5
2. Пять поливов без удобрения	21,7	14,1	8,1	15,0	4,99	71,4	2,00	17	29	152 × 161	103	953	2,0	1,0
3. Восемь поливов с удобрением	22,8	14,5	6,2	16,7	4,88	78,3	1,85	15	30	205 × 176	108	1058	4,5	5,0
4. Усиленное одностороннее азотистое удобрение	22,0	14,5	5,8	15,2	2,43	73,5	1,33	16	28	192 × 164	94	813	3,5	3,0
5. Усиленное одностороннее калийное удобрение	20,3	14,9	6,9	13,8	4,23	62,1	1,68	16	30	181 × 153	99	927	0,0	0,0
6. Подкашивание растений	21,8	13,8	6,1	14,0	3,58	59,4	1,43	16	29	182 × 161	87	828	0,0	0,0
7. Нормы высева 260 кг на га	21,5	13,2	5,7	14,4	2,73	74,8	1,23	17	28	180 × 151	82	791	5,0	5,0
8. Норма высева 70 кг на га	22,1	16,1	8,7	15,7	5,03	68,2	2,00	17	33	212 × 170	121	1073	3,5	2,0
9. Широкорядный посев нормой 85 кг на га	21,0	14,0	7,4	14,5	4,73	72,5	1,98	16	29	214 × 172	107	1145	3,5	2,0

Общие выводы

1. В условиях орошения основным типом полегания пшеницы является прикорневое, характеризующееся тем, что растения полегают с самого основания стебля, а не от изгиба или излома его. Основной причиной прикорневого полегания является разжижение верхних слоев почвы в результате полива или сильного дождя, в результате чего верхние части корневой системы перестают быть прочно закрепленными в почве и не могут уже удерживать надземные органы в вертикальном положении. Внешним толчком для прикорневого полегания является обычно сильный ветер, в особенности с дождем, поэтому следует избегать производить поливы при сильном ветре.

2. Все то, что значительно увеличивает вес надземных органов или же ослабляет развитие корневой системы, способствует прикорневому полеганию пшеницы. Поэтому многие агротехнические приемы, направленные на получение высоких урожаев, как-то: обильное удобрение, в особенности азотистое, частые поливы и высокие оросительные нормы, загущение посевов и др., — одновременно усиливают и опасность полегания, которое иногда, в особенности в более влажные годы, принимает катастрофический характер, именно на полях с высокой агротехникой. Это делает борьбу с этим нежелательным явлением чрезвычайно трудной, но в то же время особенно необходимой.

3. Предпринятые нами попытки предотвратить или по крайней мере значительно ослабить прикорневое полегание путем изменения соотношения между вносимыми в удобрении азотом, фосфором и калием не дали вполне удовлетворительных результатов, но все же можно с большой уверенностью предполагать, что азотистое удобрение лучше вносить в более поздние сроки, а также уменьшить его дозу. Применяя односторонние калийные или фосфорнокислые удобрения, можно значительно уменьшить и даже вовсе предотвратить полегание, но при этом происходит также и значительное снижение урожая. То же наблюдается и при снижении оросительных норм или уменьшении числа поливов. Поэтому эти приемы без дальнейшей проверки в опытах нельзя рекомендовать в целях борьбы с полеганием.

4. Из испытанных нами приемов борьбы с полеганием заслуживает внимания подкашивание пшеницы во время трубкования, так как при этом урожай зерна не испытывает заметного снижения, а при усовершенствовании этого приема можно ожидать даже повышения урожая. Необходима в дальнейшем более детальная разработка подкашивания с агротехнической стороны, а также его углубленный физиологический анализ.

5. В качестве возможной меры борьбы с прикорневым полеганием необходимо также обратить внимание на создание в почве прочной комковатой структуры, которая обеспечивала бы быстрое проникновение поливных вод во всю толщу корнеобитаемого слоя почвы и предотвратила бы разжижение верхних почвенных слоев, которое и является основной причиной потери растением достаточно прочной точки опоры.

6. Важнейшим методом борьбы с прикорневым полеганием должно явиться также создание путем селекции новых сортов, которые обладали бы в условиях орошения возможно более укороченным стеблем и мощной корневой системой. способной удерживать соломину от падения даже при наличии тяжелого, хорошо наполненного зерном колоса. До сих пор селекция еще не дала сортов пшеницы специально для орошаемых условий, и при орошении культивируются те же стандартные для засушливых условий сорта, которые при обильном питании и водоснабжении дают слишком большую вегетативную массу, а потому и полегают. На выработку не полегающих при орошении сортов должно быть обращено самое серьезное внимание.

Институт зернового хозяйства
юго-востока СССР
Саратов

Поступило
13.V.1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Альтергот В. Ф. и Сергеев Л. И., К анатомии полегающих сортов пшениц при орошении, Труды комисс. по ирригации, АН СССР, в. 3, 1934.
2. Альтергот В. Ф. и Сергеев Л. И., Влияние полегания на качество зерна различных сортов озимых пшениц, Учен. зап. Сарат. гос. ун-та, т. XII, 1934.
3. Бригинец М. Л., До посіву озимих перевірити спосіб заглиблення вузла кущіння шляхом передпосівної обробки насіння світлом. На подмогу хатам-лабораторіям, № 6, 1937.
4. Булгакова З. П., Полегание хлебных злаков, Изв. научн. ин-та им. Лесгафта, т. 20, в. 2, 1937.
5. Гедике О., Еще по поводу вопроса о полегании хлебов (Реферат с немецкого в журн. Оп. агрон., т. 3, 1902).
6. Журнал Сельский хозяин, № 16, 1901.
7. Журнал Сельский хозяин, № 19, 1901.
8. Зайцев К. Н., Агрокомплекс оз. пшеницы в Заволжье при орошении, Сов. агрономия, № 1, 1940.
9. Кауземан, Приемы борьбы с полеганием хлебов и последствия, ими вызываемые (реферат с немецкого в журн. Оп. агр., т. 3, 1902).
10. Котельников В. Г., О возделывании хлебов: ржи, пшеницы, ячменя, овса, проса, могара, росички, сорго и кукурузы, 1905.
11. Кузьменко А., Про вилягання изимини та способи боротьби з ним. Укр. ін-т прикладної ботаніки, Харьків, 1930.
12. Лоске Э. Г., Сельскохозяйственная метеорология, 1913.
13. Мавроді З. О., Вивчення засобів боротьби з виляганням зернових колосківців. Укр. ін-т зернового господарства, Дніпропетровск.
14. Максимов Н. А., Лебединцева Е. В. и Красносельская-Максимова Т. А., О влиянии условий освещения на развитие и деятельность корневой системы, Извест. Главн. ботан. сада, т. 23, в. 1, 1924.
15. Малерт, К вопросу о полегании хлебов (Реферат с немецкого в журн. Оп. агр., т. 3, 1902).
16. Новацкий А., Возделывание хлебов, 1930.
17. Походня Н. К., О весеннем скашивании полегающей озимой пшеницы, Вестн. с. х., № 11 (реферат в журн. Оп. агр., т. 3, 1902).
18. Пруцкова М., Лебедева М., Мельников А., Оставин С., Полегание пшеницы, Соц. растениеводство, № 3, 1939.
19. Прянишников Д. Н., Частное земледелие, 1931.
20. Рислер Е., Пшеница. Физиология и культура, 1888.
21. Рессель Э. Дж., Почвенные условия и рост растений, 1933.
22. Тимирязев К. А., Жизнь растения.
23. Щербаков А. П., О физиологической роли калия в растении, Химиз. соц. земледелия, № 4, 1938.
24. Atkins J. M., A simplified metod for testing the lodging resistance of varietes and strains of wheat, Journ. of the Amer. Society of Agr., vol. 30, № 4, 1938.
25. Davidson J. and Phillips M., Lignin as a possible factor in lodging of cereals, Science, 1930.
26. Davis L. and Stenton T., Studies on the breaking strength of straw of oat varieties at Aberdeen, Journ. of the Amer. Soc. of Agron., vol. 20, 12, 1932.
27. Garber R. and Olson P., A study of the relation of some morfological characters to lodging in cereals, Journ. of the Amer. Soc. of Agron. vol. 11, № 5, 1919.
28. Hayes H. and Glelland C., Lodging in selfed lines of maise and F_1 crosses, Journ. of the Amer. Soc. of agron., vol. 20, № 12, 1928.
29. Koehler B., Dunken G. and Holbert J., Factors influencing lodging in corn, Agr. Exp. Sta. Bull., 266, 1925.
30. Kraus C., Die Lagerung der Getreide, Stuttgart, 1908.
31. Phillips M., Davidson J. and Weihe H., Studies of lignin in wheat straw with reference to lodging, Journ. of Agric. Research, vol. 43, № 7, 1931.
32. Welton F. and Morris, The lodging of soybeans, Journ. of the Amer. Soc. of Agron., vol. 22, № 11, 1930.

I. N. GALCHENKO. ON THE LODGING OF SPRING WHEAT UNDER IRRIGATION

SUMMARY

1. Under conditions of irrigation the principal type of lodging is that in which the plants bend from the base of the stem (from the root) and not from a bend or break in the stem proper. The external cause of such lodging may be excessive irrigation or heavy rains (particularly if accompanied by wind) watering the upper layer of soil and weakening the hold of the plant in the soil.

2. This type of lodging (from the root) in wheat may be brought about by: (a) too frequent irrigations; (b) too high irrigation ratios; (c) nitrogenous fertilizers; (d) complete fertilizers; (e) too dense stands, i. e., by anything that favors either excessiv growth of the aboveground parts of the plant or poor development of the straw and of the root system.

3. In our experiments with the spring wheat «Melanopus 069» we found that there existed a very close correlation between height of plant and lodging. Plants susceptible to lodging were taller than those not susceptible. This was the only morphological index common to all the plants that suffered from lodging.

4. Among the anatomical elements of the wheat stem size of the parenchyma cells was found to be correlated with lodging. Plants resistant to lodging possessed smaller parenchyma cells than susceptible ones.

5. Lodging is the result not of one but of many factors acting in various combinations. Consequently, it is impossible in all cases to reveal a correlation between lodging and definite morphological or anatomical indices of the stem. In some cases such a correlation may be observed with one or several indices; in other cases there may be no correlation with those indices but a correlation with some other.

6. As a possible means of overcoming lodging we find that high mowing of wheat merits attention; this method should, therefore, be given further experimental study.

It is necessary also to test application of nitrogen fertilizer (given as part of complete fertilizer) at a later date and greatly decreasing the dose. Soil texture is probably also of great significance in this connection, since such puddling of the soil as often accompanies soils lacking proper texture should be avoided.

7. The chief means of overcoming lodging, in our opinion, lies in breeding resistant varieties. The plant breeder is faced with an urgent and highly important task, that of giving our country a variety of wheat resistant to lodging under conditions of irrigation. Such a variety, besides being highly productive, should be low in height and have a strong root system.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

М. М. ГОЧОЛАШВИЛИ

МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТЬ СУБТРОПИЧЕСКИХ РАСТЕНИЙ

Представлено академиком **А. Н. Бахом**

Изучение морозоустойчивости субтропических культур важно не только для продвижения их в более северные и холодные районы наших субтропиков, но имеет также огромное значение в деле районирования и размещения этих культур на имеющейся территории нашей субтропической зоны.

Без знания морозостойкости различных растений и сортов субтропических культур невозможно их рациональное размещение даже в пределах одного хозяйства — совхоза или колхоза. Это происходит потому, что в зоне наших субтропиков, благодаря чрезвычайно пересеченному, холмисто-волнистому рельефу местности, особое значение приобретает микроклимат.

1. Сравнительное изучение зимостойкости субтропических культур

Первая попытка изучения морозостойкости субтропических растений была произведена нами в 1929 г. на чайном растении (в лаборатории физиологии растений ВИР под руководством проф. Максимова).

Чайное растение является одной из ведущих культур наших влажных субтропиков, и в настоящее время мы имеем около 50 000 га чайных плантаций.

Опыты по замораживанию чайных растений позволили нам выделить из большого числа различных популяций чайного растения пять групп по морозостойкости, представленных определенными морфологическими разностями.

Предварительные опыты показали, что многое в вопросе холодостойкости чайного растения зависит от степени закалки, предшествующей замораживанию.

Взятые на испытание два наиболее устойчивых сорта, Чаквинский гибрид и Ян-Лоу-Дун, были закалены в продолжении 5 дней при температуре +2 до +4°. Оба сорта при выдерживании в морозных камерах в продолжении 12 час. при температуре от —6° до —8° С получили большие повреждения, а некоторые растения погибли. В то же время растения, закаленные при температуре от +2 до 0° С, в течение 9 дней перенесли ту же температуру почти безболезненно.

Незакаленные растения сорта Амлук, находившиеся в теплой оранжерее и перенесенные затем в холодную, получили серьезные повреждения за ночь, когда температура оранжереи опустилась до —1° С. В закаленном состоянии растения этого сорта получили тождественные повреждения только при температуре от —6° до —8° С.

На основании проведенной работы мы пришли к следующему заключению.

1. Чайное растение способно повышать свою морозоустойчивость в процессе закаливания, вследствие чего более продолжительная закалка растений вызывала и бо́льшую устойчивость.

2. Метод прямого замораживания растений в морозных камерах дал картину взаимоотношения сортов различной устойчивости, параллельную с показаниями полевого метода. Подвергшиеся испытанию сорта по степени морозо-

устойчивости расположились в следующем убывающем порядке: Чаквинский гибрид, Ян-Лоу-Дун, Лизохил, Рангерун, Амлук.

3. Критическими температурами для китайских разновидностей, в условиях нормальной закалки, надо считать понижения до —12—14° С, а для индийских от —6 до —10°С.

В дальнейшем, сперва совместно с Т. С. Сулакадзе, а затем Ш. Г. Залдастанишвили, мы перешли к изучению морозоустойчивости различных форм цитрусовых (по отдельным видам и сортам), а также некоторым техническим и плодовым культурам. Необходимость проведения указанных работ была обусловлена довольно большим разнообразием различных форм и сортов цитрусовых, имеющихся в наших субтропиках и вновь интродуцированных из самых различных зарубежных стран (Китай, Япония, США, Италия, Испания и др.). Совершенная неизученность указанных культур в наших условиях и полное отсутствие в иностранной литературе данных о морозоустойчивости их ставили в затруднительное положение практических работников нашего субтропического хозяйства в смысле рационального их размещения и использования.

Поэтому в опыты 1935, 1936, 1937 гг. были взяты различные сорта лимонов, апельсинов, грейпфрутов, помпельмусов, кинканов (Fortunella Margarita и For. japonica), бергамот, а также авокадо и тунговое дерево Aleurites Fordii и Al. cordata.

Определения морозоустойчивости проводились методом прямого замораживания. Для опытов срезались трехлетние ветки, на которых имелись двухлетние ветки и годовалые побеги с приростом последней вегетации. Таким образом мы имели возможность определять морозостойкость листьев, годовалых побегов, а также двух- и трехлетних веток как с молодых, так и со взрослых плодоносящих деревьев. Учитывая влияние закалки на морозостойкость, опыты проводились в феврале, после наступления естественной закалки растений, находящихся в грунту. На основании этих работ, а также ранее проведенных исследований была выявлена сравнительная морозоустойчивость главнейших видов цитрусовых и тунга.

В табл. 1 растения расположены в порядке уменьшающейся морозостойкости.

Табл. 1 дает представление о морозостойкости главнейших субтропических растений, имеющих хозяйственное значение и произрастающих в советских субтропиках.

Помимо выделения наиболее морозостойких сортов трех распространенных у нас в культуре видов цитрусовых — лимона, мандарина и апельсина, эта работа позволила нам с большой уверенностью рекомендовать для разведения в совхозах и колхозах вновь импортированный манд рин Силверхил, отселектированный американцами и значительно превосходящий по морозостойкости самый распространенный у нас мандарин Уншиу. Сорт Силверхил, помимо высокой морозостойкости, в наших условиях дает плоды высокого качества, нисколько не уступающие плодам мандарина Уншиу, занявшего 4-е место по морозостойкости среди испытанных нами мандаринов.

Особенно высокой морозостойкостью отличался Citrus junos, у которого не обнаруживалось повреждений даже при —14° С. Поэтому его можно рекомендовать для использования в гибридизационных работах по выведению морозоустойчивых форм цитрусовых и, в частности, лимона, тем более, что плоды Citrus junos по своим вкусовым качествам стоят выше несъедобных плодов трехлисточкового апельсина (Poncirus trifoliata), широко применявшегося до сих пор селекционерами при скрещиваниях по созданию холодоустойчивого лимона.

Являясь вполне морозостойким в условиях советских субтропиков, Citrus junos представляет интерес и как новый подвой для наших цитрусовых, тем более, что в практике Японии он широко используется как подвой.

Интересные результаты были получены при определении морозостойкости тунгового дерева, в частности при выявлении относительной устойчивости двух видов Al. Fordii и Al. cordata, имеющих широкие перспективы в нашем социалистическом хозяйстве.

Таблица 1

Позреждения растений при различных температурах (в % от общего количества листьев и побегов)

№ п. п.	Название растений	Продолжительность воздействия температур											
		—4° C 8 час.		—6° C 4 ч. 25 м.		—8° C 6 час.		—10° C 6 час.		—12° C 4 часа		—14° C 2 часа	
		повреждения листьев	поврежде-ния побегов	повреждения листьев	поврежде-ния побегов	повреждения листьев	поврежде-ния побегов	повреждения листьев	поврежде-ния побегов	повреждения листьев	поврежде-ния побегов	повреждения листьев	поврежде-ния побегов
1	Citrus junos (Seib) Tanaka	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Верхушки	Нет	Верхушки
2	Мандарин Силверхил C. Unshiu, Marc (Silverhill satsuma)	»	»	»	»	»	»	25	»	100	100	»	»
3	Мандарин Каване Вазе C. Coji Marc.	»	»	»	»	»	»	50	Верхушки	100	100	»	»
4	Мандарин Шива-Микан	»	»	»	»	10	»	60	»	80	100	100	100
5	Мандарин Уншиу C. Unshiu Marc.	»	»	»	»	15	»	75	50	80	100	100	100
6	Мандарин Клементин (гибрид)	»	»	»	»	25	»	90	Верхушки	100	100	Нет	Нет
7	Мандарин Овари сатсума C. Unshiu Marc (Ovari satsuma)	»	»	»	»	50	Верхушки	100	100	100	100	»	»
8	Кинкан Ногами Fortunella Margarita Swingle	»	»	»	»	50	»	100	100	100	100	»	»
9	Кинкан Маруми Fortunella japonica Swingle	»	»	50	Верхушки	90	»	100	100	100	100	»	»

10	Апельсин Вашингтон-Навель C. sinensis, Osb. (Washington Navel)	»	»	10	»	25	»	80	100 *	100	100	Нет	Нет
11	Апельсин Ольдвини C. sinensis Osb. (Oldvini)	»	»	15	»	25	»	90	100 *	90	100	»	»
12	Апельсин Гамлин C. sinensis Osb. (Hamlin)	»	»	Нет	»	10	Верхушки	100	100 *	Нет	Нет	»	»
13	Апельсин Турецкий C. sinensis Osb.	»	»	25	»	50	»	100	100 *	100	100	»	»
14	Помпельмус № 47 C. grandis Osb.	»	»	Нет	»	Нет	»	80	Верхушки	Нет	Нет	»	»
15	Грейпфрут Дункан C. paradisi Macf. (Duncan)	»	»	50	»	75	»	100	50 *	100	100	»	»
16	Грейпфрут Фостер C. paradisi Macf. (Foster)	»	»	Нет	»	75	»	100	100	Нет	Нет	»	»
17	Помпельмус № 45 C. paradisi Macf. (гибрид)	»	»	»	»	100	50 *	100	100 *	»	»	»	»
18	Помпельмус Массимо C. paradisi Macf.	25	»	75	50 *	100	100 *	100	100	»	»	»	»
19	Лимон № 25 (Каба) C. Limon Burm. f.	Нет	»	Нет	Нет	50	Верхушки	100	100 *	100	100	»	»
20	Лимон Ново-Афонский C. Limon Burm. f.	»	»	25	Верхушки	75	»	100	100 *	100	100	»	»
21	Лимон Мейера C. Limon, Burm. f.	»	»	50	»	75	100 *	100	100	Нет	Нет	»	»
22	Лимон Греческий C. Limon Burm. f.	»	»	50	»	100	Верхушки	100	100 *	100	100	»	»
23	Бергамот C. Bergamia Risso	50	»	75	50 *	100	100 *	100	100	Нет	Нет	»	»
24	Авокадо Persea americana Mill. (Fuerte)	50	Верхушки	100	100	100	100	Нет	—	»	»	»	»
25	Тунг Al. Fordii Hemsl.	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	- -	Един. верх	»	Един. верх	»	Верхушки
26	Тунг Al. cordata R. Br.	»	»	»	»	»	—	—	50	»	100	»	100 поб. и вет.

* Примечание. Знак * обозначает осенний рост.

Вопрос относительной холодостойкости этих двух видов неоднократно дебатировался, причем мнения расходились — одни указывали на Al. cordata как на более холодостойкую форму, другие на Al. Fordii.

Опыты по замораживанию позволили внести бо́льшую ясность в этот вопрос. Из приводимой таблицы видна довольно резкая разница морозоустойчивости в пользу второго. Оба вида одинаково хорошо перенесли понижение температуры до —8° С, но при более низких температурах довольно четко было выявлено преимущество Al. Fordii перед Al. cordata. При —10° С у веток взрослых деревьев Al. Fordii пострадали единичные верхушки побегов, между тем как у Al. cordata при тех же условиях повреждение побегов достигло 50%. При —12° С Al. Fordii сохранили, примерно, ту же картину повреждений, как и при —10° С, а у Al. Cordata обморожены были 100% побегов. При —14° С у первого пострадали верхушки всех побегов, а в некоторых случаях частично и самые побеги, а у второго при указанной температуре отмерзли не только все побеги, но и ветки.

Таковы вкратце результаты работ, проведенных по выявлению морозоустойчивости субтропических растений. Последующие работы других авторов (Катарян, Мороз и др.) полностью подтвердили наши данные.

2. Изучение процесса закаливания к морозу у субтропических растений

Дальнейшее развитие работ было направлено на изучение динамики процесса закаливания под влиянием различных климатических факторов и выявление условий, способствующих максимальному повышению морозоустойчивости субтропических растений. В этом отношении нам пришлось быть пионерами и начать свои исследования с самых общих положений.

Мы считали, что только путем изучения процесса закаливания растений в естественных условиях, с учетом влияния всего комплекса внешних факторов осенне-зимнего периода на характер и степень закалки можно подойти к разрешению вопросов практического характера. Поэтому исследования мы проводили в условиях естественной закалки растений, сопровождая изучение физико-химических изменений определением морозоустойчивости растений прямым методом замораживания.

Исследования над закаливанием субтропических растений проводились над лимонными, апельсиновыми и мандариновыми деревьями, а также над различными формами чайного куста.

В результате систематического изучения этого вопроса в продолжение нескольких лет мы пришли к заключению, что, вопреки некоторым сведениям, имеющимся в литературе, об отсутствии способности закалки у тропических и субтропических растений (Рейн, 1908), последние вполне определенно способны закаливаться (табл. 2).

Табл. 2 демонстрирует с достаточной наглядностью зависимость между степенью морозоустойчивости, концентрацией клеточного сока, осмотическим давлением и общей влажностью в листьях различных видов цитрусовых в зимний период. Более устойчивые к морозам виды цитрусовых имели более высокую концентрацию клеточного сока, повышенное осмотическое давление и меньшее содержание влаги.

Наиболее устойчивые мандарины имели значительно более высокую концентрацию клеточного сока, большее осмотическое давление и соответственно пониженное содержание общей влаги, чем лимон. Апельсины и помпельмусы занимали промежуточное положение. Как показывает табл. 2, это вполне соответствовало степени их морозо- и зимостойкости.

Полученные соотношения физико-химических показателей с морозостойкостью растений наблюдались только в зимний период. В другое время года такой зависимости нет. Это дает нам основание считать, что субтропические растения, как и растения умеренной зоны, способны к закаливанию, в процессе которого, с наступлением зимнего периода, происходит ряд физико-химических измене-

Таблица 2

Морозоустойчивость, концентрация клеточного сока и осмотическое давление в листьях различных видов цитрусовых (трехлетние ветки взрослых растений)

Наименование растений	Повреждение при искусственном замораживании в % от общей массы				Повреждение при перезимовке в грунту в %			Физико-химические изменения в листьях		
	—8°		—10°		—6°			13 февраля		
	листья	молод. побеги	листья	молод. побеги	листья	молод. побеги	ожоги от солнца	концент. клеточн. сока, в %	осмотич. давлен., в атмосферах	общий % влажности
1. Мандарин Уншиу	15	—	75	50	—	—	—	22,5	16,00	57,2
2. Клементин	25	—	90	Верх.	10	—	Слаб.	20,5	15,28	58,0
3. Апельсин Вашингтон-Навель	25	—	80	100	10	—	„	19,5	16,48	61,4
4. Апельсин Олд[illegible]ии	25	—	90	100	15	—	„	20,7	16,24	61,0
5. Помпельмус № 47	—	—	80	Верх.	10	Верх.	—	18,3	13,84	52,7
6. Апельсин Турецкий	50	Верх.	100	100	30—40	—	Слаб.	18,3	15,28	62,9
7. Лимон № 25 (Каба)	50	—	100	100	15	—	Сред.	17,3	12,64	51,0
8. Лимон Ново-Афонский	75	Верх.	100	100	—	—	—	16,1	12,16	62,0

ний. Динамика последних в листьях цитрусовых, как показали проведенные исследования, находится в непосредственной зависимости от климатических факторов, причем наибольшее влияние на интенсивность процессов закаливания у цитрусовых оказывали характер и степень падения температуры осенью.

Помимо климатических факторов большое внимание уделялось изучению влияния биологических явлений и агротехнических приемов на колебания морозоустойчивости и физико-химические изменения в листьях цитрусовых. Остановимся вкратце на некоторых из них.

3. Влияние роста и плодоношения на зимостойкость и закалку мандаринового дерева

В условиях нашего хозяйства мандариновое дерево плодоносит не каждый год одинаково. В одном, менее урожайном году наблюдается усиленный рост побегов, на другой год такое дерево перестает усиленно расти и дает обильный урожай. (Это в большей или меньшей степени наблюдается во всех наших мандариновых садах.) В результате, в одном и том же саду зима застает одновозрастные мандариновые деревья в различном состоянии вегетации.

На плодоносящих деревьях после сбора урожая к зиме не остается нежных частей, в то время как «растущие» деревья имеют много молодых побегов и листьев осенней вегетации. Эти побеги при зимних понижениях температуры погибают в первую очередь.

По нашим данным, зимой 1936/37 г., когда минимальная температура на опытном участке в начале зимы опускалась до —8° С, у плодоносящих мандариновых деревьев были отмечены только незначительные обмерзания листьев (табл. 3), «растущие» же деревья получили значительные повреждения листьев, доходящие до 30%, и молодых побегов до 25%.

При определении их морозоустойчивости методом прямого лабораторного замораживания в средних числах февраля, мы получили, примерно, ту же картину, но такой разницы в повреждениях листьев при —8° С, как это имело место в полевых условиях в начале зимы, мы не наблюдали.

Большая разница выявилась в повреждениях побегов во время замораживания их при —10° С. Эта температура вызывала полное обмерзание побегов у «растущих» деревьев и только 25% побегов у плодоносящих (табл. 3).

Наблюдая за физико-химическими изменениями в продолжение всего осенне-зимнего сезона, можно было заметить (табл. 3), что концентрация клеточного сока, осмотическое давление и накопление растворимых углеводов в листьях «растущих» деревьев ниже по сравнению с плодоносящими, зато влажность листьев «растущих» деревьев значительно выше, чем плодоносящих.

После января «растущие» деревья быстро повышали содержание растворимых углеводов и концентрацию клеточного сока, и к февралю их листья по физико-химическим показателям закалки и морозоустойчивости приближались к листьям плодоносящих деревьев. Больший процент обмерзания листьев у «растущих» деревьев в поле нужно отнести за счет повреждений в первую половину зимы, когда листья их в силу более молодого возраста не имели достаточной закалки. Побеги «растущих» деревьев оставались в продолжение всей зимы менее устойчивыми в силу своего более позднего появления, так как на «растущих» деревьях большая часть побегов образуется во второй половине лета во время так называемой осенней вегетации и не успевает вызреть и одревеснеть к зиме.

Подводя итоги отдельным слагаемым процесса закаливания, можно притти к заключению, что основным внутренним фактором повышения морозоустойчивости субтропических растений является своевременное прекращение вегетации с осени и обезвоживание зимующих тканей. Эти два положения нам представляются основными в поисках путей к искусственному повышению морозоустойчивости этих растений.

4. Влияние удобрений на морозо- и зимостойкость цитрусовых

Следующий раздел работ, направленных к повышению холодостойкости цитрусовых, мы построили на тех основных положениях, которые только что были изложены. Для практического осуществления своевременного прекращения вегетации с осени мы считали необходимым форсировать рост в первой половине лета с тем, чтобы осенью ослабить вегетацию и обеспечить своевременное вызревание тканей к зиме. Исходя из климатических условий наших влажных субтропиков, где в отношении тепла, света и влаги растениям представляются большие возможности, фактором, задерживающим рост, нужно признать бедность почв в отношении их плодородия. Поэтому в минеральном питании растений мы видели мощный стимул роста.

При определении морозоустойчивости и исследовании процесса закаливания у цитрусовых было обнаружено, что удобряемые растения всегда отличались значительно более высокой морозостойкостью, повышенным осмотическим давлением, более высокой концентрацией клеточного сока в листьях и пониженным содержанием общей влажности.

Особенно хорошие показатели морозостойкости наблюдались в случае применения органических удобрений. Во время замораживания веток мандаринового дерева в холодильных камерах при —10° С, листья растений, удобряемых навозом, пострадали только на 25%, растения, получающие полное минеральное удобрение, потеряли до 53% листьев, растения же неудобряемые получили значительно более серьезные повреждения — у них при тех же условиях замораживания погибло 90% листьев и 25% побегов.

Вместе с тем удобренные растения имели значительно больший прирост и более высокую урожайность, чем контрольные. Эти исследования дали нам еще

Таблица 3

Влияние плодоношения и усиленного роста побегов на морозоустойчивость и закалку мандаринового дерева (Citrus Unshiu)

Год	Дата определения	Повреждения при зимовке в грунте в %				Ожоги от солнца		Повреждения при искусственном замораживании в %								Концентр. клеточн. сока		Осмотич. давление		Содержан. раствор. углеводов		% влажности	
								—8° C				—10° C											
		лист.		молод. побег.				лист.		побег.		лист.		побег.									
		плодон.	растущ.	плодон.	растущ.	плодон.	растущ.	плодон.	растущ.	плодон.	растущ.	плодон.	растущ.	плодон.	растущ.	плодон.	растущ.	плодон.	растущ.	плодон.	растущ.	плодон.	растущ.
1936	11.IX	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16,3	14,5	12,76	11,44	—	—	58,3	59,9
	15.X	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13,0	11,9	12,64	11,80	3,48	—	63,0	62,9
	4.XI	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14,8	12,9	11,74	11,56	—	—	59,2	63,0
	17.XII	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18,4	17,2	17,20	17,14	—	—	59,7	62,0
1937	3.I	10	30	—	25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20,7	18,9	18,82	18,28	4,95	1,72	59,1	59,0
	7.II	—	—	—	—	—	—	15	20	—	Вся вер.	75	75	25	100	20,3	20,1	—	—	6,97	6,79	70,8	73,8
	4.III	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	19,3	—	16,36	17,20	4,35	3,94	51,2	59,7
	5.IV	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18,9	16,5	14,41	12,46	1,70	1,92	52,1	—
	15.VI	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11,8	11,4	13,66	14,26	4,22	4,61	69,5	69,5

бо́льшую уверенность в возможности повышения зимостойкости цитрусовых путем регулирования минерального питания.

В первую очередь для своих опытов мы взяли лимоны как наименее устойчивые из цитрусовых. Опыты были заложены на генетически однородном клоновом материале по специально разработанной методике полевых миниатюр. Этот метод, обеспечивая однородность почвенных условий, позволяет в то же время выращивать растения в естественных условиях грунта, в отличие от вегетационных сосудов, в которых рост и развитие древесных, по нашим данным, сильно угнетаются.

Опыты были заложены в 1937 г. по влиянию органических и минеральных удобрений, различных доз и соотношений отдельных компонентов на рост, развитие, морозо- и зимостойкость лимона. Так как степень вызревания зимующих тканей, как наметилось в предыдущие годы, имеет первостепенное значение в повышении зимостойкости субтропических растений, то главное внимание в этих опытах уделялось изучению характера биологии роста растений в отдельные периоды вегетации в связи с различным питанием.

Все растения, с целью определения зимостойкости на зиму, оставались в грунте не укрытыми. Кроме того, в зимнее время, после наступления естественной закалки, были проведены определения морозостойкости растений прямым методом замораживания в холодильных камерах.

Результаты приведены в табл. 4.

Таблица 4

Влияние удобрений на зимостойкость и морозоустойчивость лимонных деревьев

№ варианта	Наименование удобрений	1937/38 г.		1938/39 г.					
		Зимостойкость		Зимостойкость		Морозоустойчивость			
		процент поврежденных при зимовке листьев	количество сохранившихся к весне листьев в % к контролю	% поврежденных при зимовке листьев,	количество сохранившихся листьев, в % к контролю	% поврежден. листьев при темп. —5° C	% повреждения побегов при темп. —8° C	количество сохранившихся после замораживания, в % к контролю	
								листьев	побегов
1	NPK	35	394	15,5	221	—	54,0	146	414
2	NPK + навоз	29	718	17,4	340	25,5	39,5	270	763
3	Навоз	30	437	9,3	225	9,5	—	209	404
4	Керченский шлак	24	435	3,8	171	15,0	21,0	142	484
5	Керченский шлак + NPK $^{1}/_{2}$	25	514	5,3	272	24,4	30,1	196	662
6	Керченский шлак + NPK1	23	500	10,6	242	17,0	31,9	201	658
7	Контроль	68	100	27,4	100	27,5	76,6	100	100

Из табл. 4 видно, что все удобренные растения по сравнению с контрольными оказались более холодостойкими и сохраняли при перезимовке значительно большую часть листьев.

Сравнивая зимостойкость растений различных вариантов, нужно отметить, что наименьший процент поврежденных листьев наблюдался в вариантах, получивших керченский шлак или навоз. Замораживая растения в холодильных камерах при температуре —5° и —8° C, в течение 6 час., мы и в этом случае меньше всего повреждений наблюдали у тех же растений.

Когда по керченскому шлаку вносилось минеральное удобрение, как это было в вариантах 5 и 6, растения отличались очень хорошей зимостойкостью и сравнительно высокой морозостойкостью. Так, при —8° С в камерах у контрольных растений погибло до 76,6% побегов, повреждения же побегов у растений по шлаку с минеральным удобрением не превышали 31,9%. Несколько меньшую морозостойкость проявили растения, получившие NPK по навозу.

Растения, получившие только NPK, в условиях зимы, т. е. когда минимальная температура не опускалась ниже —4,5° С, пострадали очень незначительно, в условиях же более низкой температуры при замораживании в холодильных камерах они пострадали значительно сильнее, потеряв при —8° С до 54% побегов. Но по сравнению с контрольными растениями, они все же, как это видно из табл. 4, оказались более устойчивыми.

Все это с достаточной убедительностью указывает на повышение морозостойкости растений при улучшении и соответствующем регулировании минерального питания. Не всегда, однако, относительный процент повреждения листьев или побегов на зиму может служить правильным показателем при оценке того или иного удобрения.

Так, растения, удобренные NPK по навозу, за зиму 1938/39 г. потеряли 17% листьев, в то время как растения по керченскому шлаку без удобрений потеряли при перезимовке всего 3,8% листьев. Зимостойкость листьев варианта 4, таким образом, оказалась более высокой. Но рост саженцев варианта 4 в течение вегетационного периода сильно отставал от роста саженцев варианта 2, вследствие чего к зиме последние имели значительно больший прирост. При сравнении общего количества сохранившихся после перезимовки листьев, как это видно из табл. 4, обнаружилось, что несмотря на то, что растения варианта 2 при перезимовке в процентном отношении потеряли листьев больше, чем растения варианта 4, — в абсолютных величинах они имели весною значительно большую зеленую массу. Так, растения, получившие NPK и навоз, после перезимовки, к весне имели 340% листьев по отношению к контрольным растениям, между тем как растения, получившие керченский шлак, имели 170% листьев по отношению к тому же контролю. Подобная же картина получилась и при замораживании растений в холодильных камерах. При —8° С растения варианта 2 потеряли 39% побегов, у растений же варианта 4 побеги отмерзли только на 21%. При пересчете на оставшиеся неповрежденными побеги, оказалось, что у растений варианта 2 по отношению к контролю сохранилось 763% побегов, у растений же варианта 4 только 484%.

Величина прироста предыдущего года, таким образом, имеет очень большое значение и поэтому при оценке зимостойкости мы считаем более правильным исходить не из относительного процента поврежденных листьев во время морозов, а из фактического наличия сохранившихся к весне листьев.

С этой точки зрения предпочтение нужно отдать тем удобрениям, которые, способствуя более интенсивному росту, обусловливают зимою сохранение большего количества прироста. Необходимо только, чтобы стимул к росту растение получало в начале вегетации. В таком случае саженцы лимона, давая в первой половине лета очень большой прирост, замедляли вегетацию осенью, а образовавшиеся ранее побеги вполне успевали вызревать до наступления холодного периода.

Для иллюстрации сказанного приведем данные по влиянию различных удобрений на характер вегетации лимонов в течение 1939 г. (табл. 5).

Рассматривая табл. 5, в которой сведены данные по росту побегов и листьев в различные моменты вегетации, можно видеть, что интенсивность роста саженцев в течение вегетации менялась в зависимости от внесенного удобрения. За первые два месяца вегетации наиболее энергичным ростом отличались растения, получившие минеральные удобрения по навозу или только навоз. Третье место заняли растения, получившие минеральные удобрения по керченскому шлаку.

В течение двух последующих месяцев (июля и августа) растения варианта 2 продолжали расти энергичнее других. Растения же, получившие только навозное удобрение (вариант 3), замедлили рост и заняли теперь уже не второе, а третье

Таблица 5

Влияние удобрений на рост лимонных деревьев

№ варианта	Наименование удобрений	Общий прирост за 1939 г.		Отношение к контролю		Прирост, в % к контролю: за май и июнь		за июль и август		за сентябрь	
		длина побегов, в см	число листьев	длина побегов, в см	число листьев	длина побегов, в см	число листьев	длина побегов, в см	число листьев	длина побегов, в см	число листьев
1	NPK	3 307	1 883	356	360	294	292	1 200	1 378	122	140
2	NPK + навоз	6 254	3 091	676	591	612	542	2 124	2 057	71	63
3	Навоз	4 560	2 346	492	449	458	425	1 405	1 357	86	91
4	Керченский шлак . .	2 541	1 198	274	229	316	260	355	349	40	33
5	Керченский шлак + + NPK½	3 835	1 976	413	414	393	350	1 164	1 171	91	100
6	Керченский шлак + + NPK1	4 371	2 167	471	410	390	367	1 701	1 469	92	88
7	Контроль	927	523	100	100	100	100	100	100	100	100

место. Растения же, получившие минеральное удобрение по керченскому шлаку, наоборот, стали отрастать быстрее и заняли второе место по приросту, поменявшись, таким образом, местами с вариантом 3.

В сентябре, когда в основной массе образуются побеги третьего порядка, соотношения в росте деревьев различных вариантов меняются еще резче.

Наиболее энергичным ростом в это время отличаются растения варианта 1, получившие только минеральные удобрения.

Второе место по величине прироста занимали контрольные растения (без удобрения), третье место заняли растения, получившие минеральные удобрения по керченскому шлаку. Значительно слабее росли осенью деревья, получившие навозное удобрение, которые, несмотря на значительно больший суммарный прирост за год в сентябре, заняли по интенсивности роста последние места.

Таким образом, на основании полученных данных (табл. 5), можно сказать, что комбинированное навозное с минеральным удобрение, давая за вегетационный период наибольший прирост деревьев, вызывает особенно энергичный рост в течение первых четырех месяцев, образуя за это время до 98% всей массы прироста. При этом 67% всей массы прироста образовалось за май и июнь и 30,9% за июль и август. В осенний период рост почти прекратился и был выражен только 1,7%.

Такой характер вегетации, безусловно, создает благоприятные условия для вызревания и одревеснения основной массы побегов и тем самым повышает устойчивость растений к морозам.

Органические удобрения, без минеральных, как это видно из табл. 5, также способствовали форсированному росту саженцев с весны, но не могли обеспечить растениям оптимальных условий минерального питания, и поэтому общий прирост за вегетационный период у варианта 3 несколько меньше, чем это наблюдалось в случае комбинированного навозного с минеральным удобрения.

Минеральные удобрения без навоза затягивали рост побегов на осень, что вызывало и соответственное снижение зимостойкости.

Керченский шлак, стимулируя рост лимонного дерева с весны, слишком рано прекращал его летом. Вследствие этого растения отличались высокой зимостойкостью, однако быстрая мобилизация питательных веществ почвы вызывала

к концу вегетации голодание растений. Внесение минеральных удобрений по керченскому шлаку оказалось вполне эффективным в отношении прироста, но характер вегетации растений напоминал кривую роста деревьев варианта 1, где вносились только минеральные удобрения.

Вегетация контрольных растений характеризовалась почти полной остановкой роста в середине лета (вследствие чего весь июль и часть августа растения почти не росли) и сравнительно энергичным осенним ростом, в результате чего до 17% прироста за год приходилось у них на осень.

На основании этих опытов, можно притти к заключению, что:

1) в условиях наших субтропиков применение удобрений в значительной мере повышает морозо- и зимостойкость цитрусовых;

2) повышение зимостойкости обусловливается, главным образом, энергичным ростом саженцев под влиянием удобрений в первой половине лета и, в связи с этим, своевременным вызреванием тканей и прекращением вегетации растений к зиме;

3) наиболее энергичный рост и одновременно лучшие показания зимостойкости саженцев лимона наблюдались нами в случае применения полного минерального удобрения в комбинации с навозом.

5. Влияние подрезки корней на зимостойкость тунгового дерева

Другое направление работ для повышения холодостойкости субтропических растений, основанного на регулировании водного режима, разрабатывается в нашей лаборатории старшим научным сотрудником Ш. Г. Залдастанишвили. Объектом для работы им избрано тунговое дерево Al. Fordii.

Хотя тунговое дерево отличается сравнительно большей холодостойкостью, чем некоторые субтропические растения, тем не менее и оно, в условиях наших субтропиков, часто страдает от пониженных температур.

Особенно чувствительны к морозам молодые растения тунга, вследствие чего в практике нашего хозяйства однолетние тунги, выкопанные из питомника, заносят на зиму в специально закрытые и отапливаемые помещения.

Высаженный на постоянное место тунг, в условиях обычной агротехники, даже без применения удобрений, дает очень форсированный рост, вследствие чего растения за один только вегетационный период нередко достигают высоты 1,5 м и более. В большинстве случаев такие растения тунга растут хлыстообразно, не давая в первый год боковых побегов. В лучшем случае боковые побеги появляются у верхушек растений к концу вегетации, а потому не успевают вызреть к зиме и в большинстве случаев погибают при зимних понижениях температуры. Зеленые части у таких растений составляют 60—80% от всего растения.

Считая основной причиной указанных выше явлений избыточную влажность и недостаточную эффективность существующих агромероприятий, направленных на уменьшение влаги в почве, т. Залдастанишвили была сделана попытка регулирования водных ресурсов растений в расчете вызвать более раннее одревеснение побегов.

С этой целью был испробован ряд способов и один из них, а именно пересадка растений весною после начала роста, дал положительные результаты. При такой пересадке растений корни несколько укорачиваются.

Будучи пересажены на постоянное место, растения на некоторое время (до того, пока они оправятся и приживутся на новом месте) приостанавливают рост верхушечной почки. Это обстоятельство дает возможность развиться боковым почкам, из которых образуются боковые побеги уже в середине лета. Только после образования первого яруса кроны, имеющего обычно до пяти веток, верхушечная почка продолжает свой рост, прерванный на некоторое время подрезкой корней, и образует центральный ствол дерева, так называемый лидер.

Вследствие раннего возникновения боковые побеги успевают вызреть и в зиму поступают в достаточно одревесневшем состоянии, что, несомненно, повышает их холодостойкость.

Контрольные же растения продолжают расти в высоту, не ветвятся или же дают боковые побеги к концу вегетационного периода.

Для проверки действия подрезки корней, последняя была применена и ко взрослым деревьям, растущим хлыстообразно. В данном случае обрезка корней производилась на месте, путем перпендикулярного погружения лопаты в почву вокруг кроны растений. И в этом случае указанная операция вызывала раннее образование боковых побегов.

Таким образом подрезка корней у тунга в определенные сроки вегетации ослабляет свойственный тунговому дереву форсированный рост верхушечной почки, содействуя этим развитию боковых почек. Боковые побеги, образующиеся из них в середине лета, вполне успевают вызреть и одревеснеть до наступления зимы. Такие побеги переносят наши зимы без повреждений.

Подводя итоги наших работ, можно притти к заключению, что повышение морозоустойчивости субтропических растений вполне возможно. Для достижения этой цели нужно искать и вырабатывать соответствующие агромероприятия, отвечающие биологическим особенностям этих растений и климатическим условиям их произрастания.

Отдел физиологии растений
Батумского ботанического
сада

Поступило
13.V.1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Гочолашвили М. М., Опыт испытания морозоустойчивости некоторых сортов чайного растения, Труды по прикл. бот., ген. и сел., т. 25, вып. 3, стр. 110—127, 1931.
2. Гочолашвили М. М. и Сулакадзе Т. С., Морозоустойчивость главнейших субтропических культур, Изд. Батумского субтроп. ботан. сада, Батуми, 1937.

M. M. GOCHOLASHVILI. THE FROST RESISTANCE OF SUBTROPICAL PLANTS

SUMMARY

By means of a series of investigations, begun in 1929, of the frost resistance of a number of subtropical crop plants, we have established the degree to which these plants are frost resistant, determined the various internal and external factors conditioning frost resistance, and worked out measures for increasing the frost resistance of the more delicate and valuable crops.

We began our investigation with a study of the frost resistance of the tea plant, using the laboratory method of subjecting the plants to freezing in cold chambers. Later we studied the frost resistance of different species and varieties of citrus, industrial, medicinal, and ornamental subtropical crops. As a result of these studies, we determined the degree of frost resistance of the chief species of citrus fruits, and we came to the conclusion that the imported mandarin Silverhill, which considerably excels in frost resistance the mandarin Unshiu now widely grown in the Soviet Union, should be highly recommended for cultivation on state and collective farms. We also solved the much-disputed question as regards the comparative resistance of the Chinese and the Japanese tung-oil tree.

Our studies of the hardening process in subtropical plants showed that their frost resistance is directly correlated with those biological and physico-chemical changes that occur in plants with the onset of winter. We found that the chief inter-

nal factor in increasing the frost resistance of subtropical plants is that vegetation should slow down and cease in the fall in time for the tissues to mature and lignify before winter. Moreover, in some subtropical plants we noted physico-chemical changes in the leaves during the fallwinter period, due to external factors (chiefly lower temperature) and expressed in a higher concentration of the cell-sap, greater osmotic pressure, an increase in the percentage of bound water, and a decrease in the total moisture content.

In our experiments the hardening process took place most successfully, when the temperature decreased gradually beginning with fall, when the illumination was ample, when the diurnal range of temperature was from 10—15° C. during the day to 0° C. at night or somewhat lower in the middle of winter, and when the plants were not sufficiently supplied with water during the second half of the winter.

The next stage in our work was to seek means of increasing the frost resistance of subtropical plants. As regards citrus fruits, particularly the lemon, we consider it advisable to force growth during the first half of the summer, in order that the trees should make less growth in the fall and the wood should thus have time to mature before winter.

In our humid, subtropical regions poor soil constitutes a factor limiting growth, and, consequently, mineral fertilizers are necessary to stimulate growth. In our tests of the frost resistance of subtropical crops in cold chambers and of their winter hardiness in the open we found that the cold resistance of the plants was increased by the application of any of the various fertilizers tested. The most effective was found to be a combination of barnyard manure and mineral fertilizer; also silicification of the soil combined with the application of mineral fertilizers.

Fertilizers contribute to an increase in the frost resistance of citrus fruits by inducing rapid growth of the shoots during the first half of the vegetative period and, consequently, their earlier maturation and lignification prior to winter.

In the tung-oil tree earlier desiccation of the shoots may be induced by cutting back the roots. We found that cutting back the roots in early summer, which retards for a time the growth of the apical bud, contributes to the development of the lateral buds, from which shoots develop in the middle of summer. Such shoots, under conditions prevailing in Adzharia, fully matured before winter. Usually the lateral shoots of the tung-oil tree make their appearance only toward the end of the summer or in the fall, as a result of which they enter the winter season in a green state and freeze.

Summarizing the results of our investigation, we may draw the conclusion that it is entirely possible to increase the frost resistance of subtropical plants. In order to achieve this, it is necessary, in the case of each of the various subtropical crop plants, to elaborate the best methods of cultivation considering the biology of the plants and climatic conditions.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

Б. М. ГОЛУШ и Н. А. ШАРИНА

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПЛАЗМЫ ПРИ ЗАМОРАЖИВАНИИ

Представлено академиком **А. Н. Бахом**

1. Влияние замораживания на вязкость протоплазмы растительных клеток

За последние годы внимание исследователей в области морозостойкости растений все чаще обращается на изучение изменений биоколлоидов клетки и, в частности, вязкости плазмы как при низких, так и при высоких температурах.

Материалом исследований служили животные и растительные организмы, с применением самых разнообразных прямых и косвенных методов. Первые исследования в области влияния температуры на вязкость плазмы были сделаны Němec (1901). Он заметил, что в клетках корней Vicia faba крахмальные зерна при разных температурах передвигаются с неодинаковой быстротой. При низкой температуре они передвигались медленнее. Weber und Hohenegger (1923) также пришли к выводу, что растительные клетки увеличивают вязкость своей протоплазмы при низкой температуре.

Russo (1910), Pekarek (1933) заметили усиление броуновского движения протоплазмы при оптимальной температуре. Подобное же явление было отмечено Hogue (1910) на яйцах аскарид. Исследования F. Weber (1921), Pantin (1924), Derry (1929), Thornton (1932) обнаружили на целом ряде других объектов, что вязкость плазмы при высоких температурах уменьшается.

Weber F. und Weber G. (1916) методом падения крахмальных зерен в клетках фасоли установили, что коэффициент вязкости равняется 1,51 при низкой температуре и 1,14 при высокой температуре. Northen (1939) для высокой температуры приходит к подобным же выводам.

Таким образом исследователи, изучавшие влияние температуры на вязкость плазмы, пользуясь самыми различными методами и материалом, пришли к единому мнению: при повышенных температурах вязкость плазмы уменьшается, при низких температурах вязкость увеличивается.

Некоторые авторы связывают вязкость плазмы с морозостойкостью сорта. Tysdal and Salmon (1926) исследовали целый ряд физико-химических показателей у известных по своей холодостойкости культур. Определяя вязкость плазмы выжатого сока, они заметили, что более холодостойкие сорта имели бóльшую вязкость плазмы.

Kessler (1935) работал с вечнозелеными растениями. Он пользовался двумя методами: методом центрифугирования и плазмолитическим. В обоих случаях он приходит к выводу, что у более зимостойких сортов вязкость плазмы бóльшая. В случае уменьшения вязкости плазмы, например, под влиянием наркотиков, уменьшается также стойкость к низким температурам.

В нашей работе мы поставили себе целью изучить влияние низких, не смертельных, температур на изменение вязкости и изоэлектрической точки плазмы. Для определения вязкости плазмы мы пользовались методом падения хлоропластов при центрифугировании.

Целым рядом авторов: Mottier (1899), Andrews (1903), Heilbrun (1926), Weber F. (1929), Timmel (1927), Yungers (1934), доказано, что центрифугирование само по себе не вызывает изменений в плазме. Следовательно, только различная вязкость плазмы может обусловить бо́льшую или меньшую скорость падения находящихся в ней частиц. Хорошим показателем вязкости плазмы может служить падение хлоропластов, удельный вес которых при наличии в них крахмала больше самой плазмы. Работа проведена со следующими культурами: горох Золотой 1769, горох Сибирский 961, горох 3452 (сорта гороха взяты из коллекции ВИР), просо 742, лук поррей, ячмень Винер, конские бобы, пшеница Украинка, люпин желтый.

Растения выращивались в глиняных горшках в оранжерее. Замораживание проводилось в рефрижераторе, куда помещались горшки с растениями. Оттаивание проводилось быстро при комнатной температуре. Вначале мы проводили оттаивание медленное в течение суток в этом же шкафу, но в дальнейшем от этого отказались по следующим соображениям. Хлорофилловые зерна, заключавшие в себе крахмал, могли терять его в процессе оттаивания, так как они находились в темноте. Тем самым они бы становились легче и трудно было бы судить, за счет чего получается более медленное их падение. Исходя из этого, мы перешли на быстрое оттаивание.

Для анализа мы брали стебли, так как в них клетки более правильной формы и в них лучше наблюдать падение хлоропластов. Отрезанные кусочки стеблей клали в центрифужные пробирки, наливали туда воду и центрифугировали в течение 10 мин. при 3500 оборотах в минуту. После центрифугирования делали срезы эпидермиса с подстилающей хлорофиллоносной тканью. Под микроскопом наблюдали, насколько в клетках этой ткани были сдвинуты хлоропласты в направлении центробежной силы.

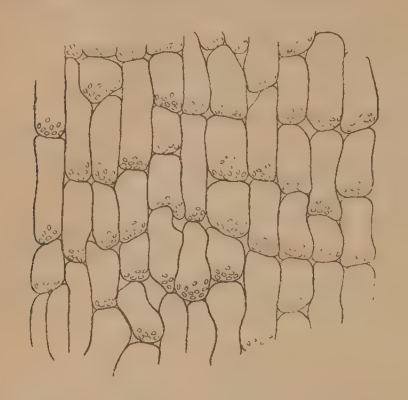
Таблица 1

Влияние замораживания на вязкость плазмы гороха Золотой 1769

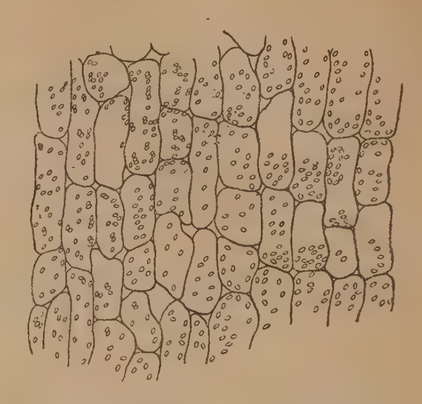
Возраст растений	Вязкость плазмы контроля	Температура и продолж. замораживания	Вязкость плазмы после замораживания
20 дней	Во всех клетках хлоропласты упали на дно	—5° С в течение 24 час.	Хлоропласты упали на дно только в некоторых клетках
24 дня	У большинства клеток хлоропласты упали на дно	—3° С в течение 24 час.	Хлоропласты упали на дно у единичных клеток
25 дней	Хлоропласты упали на дно клетки	—2° С в течение 24 час.	Хлоропласты разбросаны в клетке
26 дней	Хлоропласты упали на дно клетки	—2° С в течение 24 час.	В некоторых клетках хлоропласты на дне

Как видно из табл. 1, во всех случаях растения, претерпевшие замораживание, имели большую вязкость плазмы. В то время как у контрольных растений все хлоропласты или большинство их падали на дно клетки, у растений, подвергнутых замораживанию, наоборот, большинство хлоропластов было разбросано в клетке. Очень наглядно это можно видеть на фиг. 1 и 2. Фиг. 1 дает картину передвижения хлоропластов на срезе стебля у гороха 1769, не подвергавшегося замораживанию. Как видим, все хлоропласты смещены в одном направлении, т. е. в направлении центробежной силы, и лежат на дне клетки, совершенно другую картину мы видим на фиг. 2, где изображены хлоропласты у гороха 1769, подвергавшегося замораживанию при температуре —3° С в тече-

ние 24 час. Почти во всех клетках хлоропласты лежат разбросанно. Лишь в отдельных клетках хлоропласты несколько сдвинулись в направлении центробежной силы. Опыт, таким образом, ясно показывает, что вязкость плазмы в процессе замораживания увеличилась.



Фиг. 1. Горох Золотой 1769. Положение хлоропластов после центрифугирования в клетках контрольного растения



Фиг. 2. Горох Золотой 1769. Положение хлоропластов после центрифугирования в клетках опытного растения

Точно такую же картину, как у гороха 1769, мы наблюдали и в опытах с горохом Сибирский 961 и 3452 (табл. 2). Во всех клетках контрольных срезов большинство хлоропластов находится на дне клетки. Во всех же клетках опытных срезов большинство хлоропластов оказывается разбросанным в клетке.

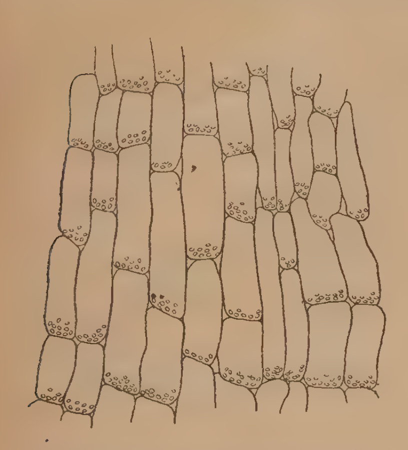
Таблица 2

Влияние замораживания на вязкость плазмы гороха Сибирский 961 и 3452

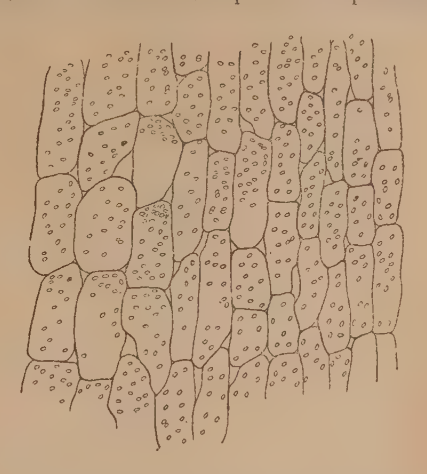
Название сорта и возраст растений	Вязкость плазмы контроля	Температура и продолжит. замораживания	Вязкость плазмы после замораживания
Горох Сибирский 961, 24 дня	Хлоропласты упали на дно у 61% клеток	—5° С в течение 24 час.	Хлоропласты упали на дно у 6% клеток
Горох Сибирский 961, 26 дней	Хлоропласты упали на дно у 80% клеток	—4° С в течение 24 час.	Хлоропласты во всех клетках не сдвинулись
Горох Сибирский 961, 25 дней	Во всех клетках хлоропласты упали на дно	—2° С в течение 24 час.	Хлоропласты разбросаны в клетке
Горох 3452, 16 дней	Хлоропласты упали на дно клетки	—5° С в течение 24 час.	Во всех клетках хлоропласты разбросаны
Горох 3452, 19 дней	Во всех клетках хлоропласты упали на дно	—5° С в течение 24 час.	У большинства клеток хлоропласты не сдвинулись
Горох 3452, 24 дня	У большинства клеток хлоропласты упали на дно	—4° С в течение 24 час.	У большинства клеток хлоропласты не сдвинулись

Табл. 3 показывает изменения вязкости плазмы у конских бобов. Вязкость плазмы у этого растения, очевидно, более низкая, у него хлоропласты сдвигаются в направлении центробежной силы сильнее, чем у гороха. Много

этому способствует и форма клеток. Длинные клетки в стеблях бобов дают возможность наблюдать даже малые передвижения хлоропластов. По отношению к действию замораживания здесь наблюдается та же закономерность. Типичную картину состояния хлоропластов можно видеть на фиг. 3 и 4. Первый показывает падение хлоропластов у клеток конских бобов контрольного растения,



Фиг. 3. Бобы конские. Положение хлоропластов после центрифугирования в клетках контрольного растения



Фиг. 4. Бобы конские. Положение хлоропластов после центрифугирования в клетках опытного растения

т. е. все хлоропласты находятся на дне клетки. Совершенно другое мы видим на фиг. 4. Только в единичных клетках хлоропласты передвигаются в направлении центробежной силы. У большинства клеток все хлоропласты разбросаны.

Таблица 3

Влияние замораживания на вязкость плазмы у конских бобов

Вязкость плазмы у контроля	Температура и продолжит. замораживания	Вязкость плазмы после замораживания
Во всех клетках хлоропласты упали на дно	—5° С в течение 24 час.	Хлоропласты опустились на дно у единичных клеток
Хлоропласты упали на дно клеток	—4° С в течение 24 час.	Хлоропласты разбросаны в клетках
Во всех клетках хлоропласты упали на дно	—2° С в течение 24 час.	В некоторых клетках хлоропласты опустились на дно

Табл. 4 дает показатели изменения вязкости плазмы, касающиеся целого ряда культур. Из этих данных так же, как из предыдущих, видно, что во всех случаях после замораживания вязкость плазмы увеличивается. Фиг. 6 и 7 иллюстрируют это для лука поррея.

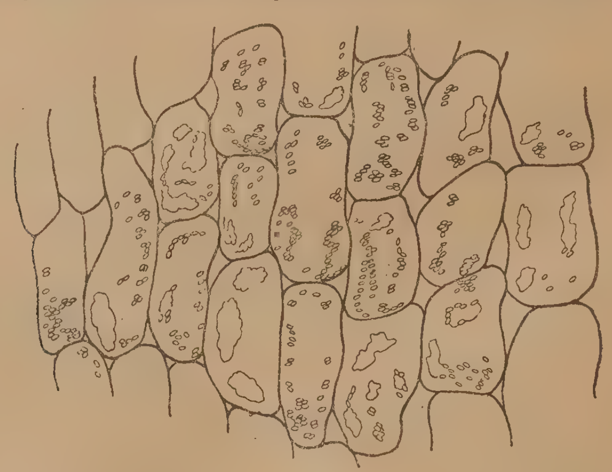
Таким образом замораживание при температурах, еще не приводящих растение к смерти, уже вызывает изменения в физико-химическом состоянии плазмы, которые проявляются в увеличении вязкости плазмы. Причину увеличения вязкости плазмы при замораживании можно предполагать в следующем: при замораживании происходит обеднение плазмы водой, что вызывает перегруппировку или сцепление частиц плазмы в более плотные аггрегаты. Плазма стано-

Таблица 4

Влияние замораживания на вязкость плазмы

Название растений	Вязкость плазмы у контроля	Температура и продолж. замораживания	Вязкость плазмы после замораживания
Пшеница Украинка	Хлоропласты упали на дно клетки	—3° С в течение 24 час.	Хлоропласты разбросаны в клетке
Пшеница Украинка	Хлоропласты упали на дно клетки	—5° С в течение 24 час.	Часть хлоропластов упала на дно клетки
Просо 742	Большинство хлоропластов упало на дно клетки	—3° С в течение 24 час.	Хлоропласты разбросаны в клетке
Просо 742	Хлоропласты упали на дно клетки	—4° С в течение 24 час.	Хлоропласты разбросаны в клетке
Лук поррей	Хлоропласты упали на дно клетки	—2° С в течение 24 час.	Хлоропласты разбросаны в клетке
Лук поррей	Хлоропласты упали на дно клетки	—3° С в течение 24 час.	Хлоропласты разбросаны в клетке
Ячмень Винер	Все хлоропласты упали на дно клетки	—4° С в течение 24 час.	Хлоропласты разбросаны в клетке
Ячмень Винер	Хлоропласты упали на дно клетки	—1° С в течение 24 час.	Хлоропласты разбросаны в клетке

вится более сгущенной, передвижение в ней частиц затрудняется. Хлорофилловые зерна при нормальном состоянии плазмы по своему удельному весу тяжелее плазмы, поэтому под влиянием центробежной силы они падают на дно. После

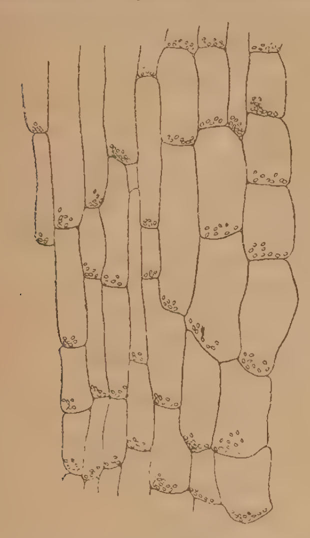


Фиг. 5. Бобы конские. Положение и форма хлоропластов после центрифугирования в клетках опытного растения

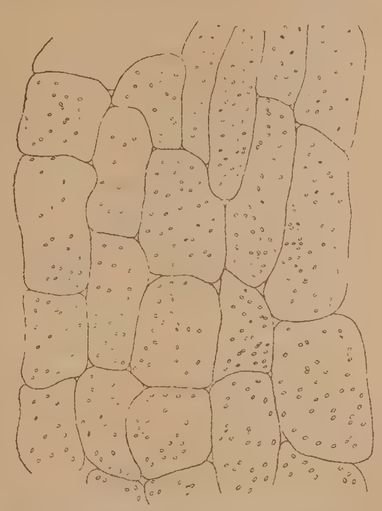
замораживания плазма теряет свою прежнюю консистенцию, становится более плотной. Хлорофилловые зерна, оставаясь такого же удельного веса, не могут уже преодолеть это препятствие. а потому, как и до центрифугирования, остаются разбросанными в клетке.

Как известно из работы Ветуховой (1938), пластиды в процессе перезимовки претерпевают различную степень деформации, в соответствии с морозостойкостью сорта. Менее зимостойкий сорт имеет более деформированные пластиды.

В наших опытах можно было заметить следующее. Очень часто хлоропласты после замораживания при более низких температурах, не сдвигаясь, лежали разбросанными в клетке не отдельными зернами, а кучками, тогда как в большинстве случаев они, оставаясь разбросанными в клетке, лежали отдельными зернами.



Фиг. 6. Лук поррей. Положение хлоропластов после центрифугирования в клетках контрольного растения



Фиг. 7. Лук поррей. Положение хлоропластов после центрифугирования в клетках опытного растения

При проверке оказалось, что в тех клетках, в которых хлоропласты были сцеплены, клетка была уже мертва и не давала плазмолиза. Для того чтобы проверить наше предположение, что при деформированных пластидах мы имеем дело с мертвой плазмой, мы провели следующий опыт. Конские бобы и горох ставили на замораживание на 24 часа при —3° С и при —15° С. Получалась следующая картина. У контрольных конских бобов все пластиды упали на дно клетки (фиг. 3). У растений, замороженных при —3° С, хлоропласты разбросаны в клетке и лежат отдельными зернами (фиг. 4). У растений, замороженных при —15° С, все хлоропласты лежат не отдельными зернами, а кучками, часть хлоропластов деформирована (фиг. 5).

При проверке на жизненность получилось, что замороженные при —3° С дают плазмолиз, при —15° С не дают плазмолиза.

На основании наших опытов по изучению вязкости плазмы мы можем сделать следующие выводы.

1. Методом падения хлоропластов можно изучать изменения вязкости плазмы под влиянием замораживания у целого ряда культур. В особенности интересные и показательные картины получаются у бобовых.

2. После замораживания у всех исследованных нами сортов и культур вязкость плазмы увеличивается.

2. Влияние температуры на кислотность и изоэлектрическую точку клеток

Вторым разделом нашей работы было изучение влияния замораживания на физико-химическое состояние белкового комплекса растительных клеток. Мы

решили изучить изменения pH вакуольного и плазменного сока и их изоэлектрической точки.

Изучением изоэлектрической точки растительного материала занимается небольшое число исследователей. Более широко это направление представлено среди физиологов животных. Cohn, Gross and Yonson (1919) изучали изоэлектрическое состояние белка в соке растительных объектов и установили границу растворимости белка и их изоэлектрическое состояние. Много работ по изучению изоэлектрических свойств коллоидов плазмы проведено Robbins (1926), который, применяя метод прижизненного окрашивания, изучал способность растительной клетки при различном pH краситься основными и кислыми красками. Он исследовал, кроме того, ядовитое действие различных анионов и катионов, при различном pH. Робинсом была также проведена работа по изучению влияния растительных тканей на pH раствора. Им доказано, что ткани в определенной степени регулируют pH среды. Автор объясняет это явление амфотерным характером коллоидов плазмы. Он доказал что протопласт ведет себя как коллоидный амфолит. Denny and Youden (1926—1927), наоборот, считают, что регулирование реакции объясняется не амфотерным характером коллоидов, а выделением из клеток веществ кислого или щелочного характера. Ulehla (1928) изучал изменение pH клеточного сока живых и мертвых тканей суккулентов. Он приходит к выводу, что как живые, так и мертвые ткани меняют pH, хотя и не в одинаковой степени.

Рихтер, Ранцан и Пеккер (1933) занимались изучением изоэлектрической точки в связи с проблемой яровизации. Ими обнаружено, что яровизированные и неяровизированные ткани по-разному относятся к основным и кислым краскам. Рубинштейн и Успенская (1934) исследовали на листьях элодеи и чешуйках лука электрический заряд плазменных перепонок и их изоэлектрическое состояние. Они заметили, что при очень кислой реакции они сохраняют свой первоначальный отрицательный пограничный потенциал. Н. А. Шарина (1937) изучала влияние температуры на кислотность и изоэлектрическое состояние белков плазмы. Она нашла, что низкая температура сдвигает pH клеточного сока и изоэлектрическую точку в щелочную сторону.

Кислотность и изоэлектрическое состояние белков нами определялись на тех же объектах, на которых определялась вязкость плазмы. Плазменный и вакуольный сок мы получали по методу Chibnall. Для анализа мы брали молодые листочки первого яруса сверху.

В табл. 5 сведены данные, касающиеся изменения кислотности и изоэлектрической точки у гороха. Из этой таблицы видно, что pH клеточного сока и

Таблица 5

Изменение pH клеточного сока и изоэлектрической точки под влиянием замораживания у гороха

Название сорта	Контроль			Температура замораживания	После температурного воздействия		
	pH вак. сока	pH плазмен. сока	изоэлектрическая точка		pH вак. сока	pH плазмен. сока	изоэлектрическая точка
1769 Золотой	6,41	6,28	4,37	—4° C	7,45	6,54	4,86 5,60
1769 Золотой	6,93	6,32	5,04 5,44	—2° C	7,08	6,45	5,10 4,42
1769 Золотой	6,31	6,31	5,00 4,57	—2° C	6,34	6,38	4,82 5,32
961 Сибирский	6,40	6,86	5,01	—4° C	7,36	6,81	—
961 Сибирский	6,64	6,38	4,82	—4° C	6,63	6,54	5,60 4,65

изоэлектрическая точка белка под влиянием температурного воздействия сдвигаются в щелочную сторону. Кроме того, наблюдается, что изоэлектрическая точка белка у некоторых сортов гороха имеет почти всегда два показателя. Это можно объяснить либо тем, что коагуляция белка данных сортов происходит при довольно широком диапазоне pH, либо тем, что мы здесь имеем дело не с одним каким-либо видом белка, а с несколькими или двумя видами их, которые имеют различную изоэлектрическую точку. Второе предположение представляется нам более вероятным.

Табл. 6 показывает, как меняется pH и изоэлектрическое состояние белка у люпина желтого.

Таблица 6

Изменение pH клеточного сока и изоэлектрической точки под влиянием замораживания у желтого люпина

Контроль			Температура замoраж.	После температурного воздействия		
pH вак. сока	pH плазмен. сока	pH изо-электр. точки		pH вак. сока	pH плазмен. сока	изо-электр. точки
5,72	5,38	5,35	—4° C	5,73	5,70	5,69 4,58
5,41	5,48	3,79	—2° C	5,77	5,79	5,08 5,44
5,44	5,32	4,74	—1° C	5,86	5,82	5,70 5,60

Здесь, как и в предыдущей таблице, видно, что под влиянием температурного воздействия белковый комплекс приобретает щелочные свойства. Иначе говоря, под влиянием низких температур происходят такие процессы, которые освобождают OH группы. Интересно отметить, что у люпина желтого после замораживания появляются всегда две изоэлектрические точки, в то время как в кон-

Таблица 7

Изменение pH клеточного сока и изоэлектрической точки под влиянием замораживания у ячменя, бобов, проса и лука

Название сорта	Контроль			Температура заморажив.	После температурного воздействия		
	вак. сока	плазмен. сока	изоэлектрическ. точки		вак. сока	плазмен. сока	изо-электр. точки
Ячмень Винер	6,02	6,29	—	—1° C	6,25	6,38	—
Ячмень Винер	6,24	6,21	4,26	—4° C	6,36	6,54	4,73
Ячмень Винер	6,21	6,15	4,69	—4° C	6,32	6,36	4,68
Бобы конские	5,69	5,69	5,18	—3° C	6,07	5,89	5,00
Бобы конские	5,89	5,84	5,17	—2° C	5,93	5,84	5,31
Просо 742	6,25	6,21	4,56	—4° C	6,40	6,32	4,21
» 742	6,08	6,54	4,23	—2° C	6,14	6,45	4,58
Лук поррей	5,78	5 98	3,28	—4° C	6,08	6,04	4,92
» »	5,60	5,94	4,00	—3° C	6,02	6,19	4,33
» »	5,86	5,96	3,67	—2° C	5,93	6,04	4,13
» »	6,07	6,19	4,67	—1° C	6,15	6,21	4,57

троле имеется только одна. Даже такие сравнительно высокие температуры, как —1° и —2° С, вызывают значительное подщелачивание раствора и образование двух изоэлектрических точек.

В табл. 7 приведены определения тех же показателей для еще нескольких культур.

Заключение

Исследования физико-химических изменений биоколлоидов плазмы при температурном воздействии завоевывают себе в последнее время все более твердые позиции. Целый ряд исследователей от умозаключений об изменениях биоколлоидов переходят к их непосредственному экспериментальному изучению. Благодаря этим исследованиям наши знания о физико-химии клетки приобретают все более прочные основы. Особенно часто подвергается изучению вязкость плазмы. Однако слабым местом в области исследования вязкости протоплазмы растительных клеток следует считать то, что в большинстве случаев авторы работали с более низко организованными организмами, а между тем целый ряд методов, применяемых на низших растениях, часто трудно использовать при изучении культурных растений. Здесь исследователю еще приходится сталкиваться с целым рядом методических затруднений. Кроме того, факты, установленные по отношению к вязкости плазмы, проливают свет только на часть затронутого вопроса.

Совсем мало исследованной остается область, связанная с электрокинетикой растительных клеток. В этой области также еще много придется поработать над методической стороной вопроса. Чрезвычайно важным нужно признать также изучение физико-химических изменений белкового комплекса. По существу мы в настоящее время не имеем почти никаких данных о влиянии температуры на физико-химические свойства белкового комплекса.

В настоящем исследовании мы поставили своей задачей установить влияние на физико-химические свойства протоплазмы таких пониженных температур, при которых происходит уже замерзание клеток, но которые в то же время еще не вызывают их отмирания. Таким путем можно, по нашему мнению, ближе подойти к выяснению самого существа вредного действия мороза на протоплазму. Мы исследовали изменения под воздействием этих температур вязкости плазмы, концентрации водородных ионов в плазменном и вакуольном соках и изоэлектрической точки белкового комплекса плазмы. Объектами наших исследований служили обычные сельскохозяйственные растения: горох, конские бобы, пшеница, ячмень, просо, лук поррей. Наши опыты привели нас к следующим выводам.

1. Для изучения изменений вязкости плазмы после замораживания весьма удобно пользоваться методом падения хлоропластов при центрифугировании. При этом лучшие результаты получаются при исследовании стеблей, чем листьев, так как в стеблях клетки имеют бóльшую длину и более правильную форму. Особенно удобным объектом являются бобовые растения, имеющие более крупные клетки.

2. У всех исследованных нами культур и сортов вязкость плазмы после несмертельного замораживания увеличивалась.

3. pH клеточного сока смещается под влиянием несмертельного замораживания в щелочную сторону. В этом же направлении смещается и изоэлектрическая точка белкового комплекса плазмы.

Институт физиологии растений
имени К. А. Тимирязева
Академии Наук СССР

Поступило
3.V.1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Ветухова А. О., О внутренних факторах морозоустойчивости озимых растений, Ж. ин-та бот. АН УРСР, № 26—27, 1938.
2. Рихтер А. А., Ранцан В. А. и Пеккер М. З., К вопросу о контроле яровизации, Докл. АН СССР, № 2, 1933.
3. Шарина Н. А., Кислотность клеточного сока растений и изоэлектрическая точка плазменных белков в связи с возрастом и воздействием температур, Труды Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева, т. II, вып. 1, 1937.
4. Adrews F. M., Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 38, H. 1, 1903.
5. Behleradek J., Temperature and living matter, 1935.
6. Bloch E., Die Bestimmung des isoelektrischen Punktes, Handb. d. Biol. Arb. Methoden von Abderhalden, Abt. III, T. 13, H. 3, S. 413—422, 1926.
7. Cohn E. J., Gross J. and Johnson, The isoelektric point of the proteins in certain vegetable juices, Journ. gen. Physiol., vol. 2, 145, 1919.
8. Chibnall A. C., A new method for the separate extraction of vacuole and protoplasmic material from leaf cells, Journ. Biol. Chem., 55, 333—342, 1923.
9. Denny F. N. and Jouden W. J., Acidification of unbuffered salt solutions by plant tissue in relation to the question of tissue isoelektr. point, Amer. journ. Botany, 14, 395, 1927.
10. Derry B. H., Plasmolyseform und Plasmolysezeit-Studien, Protoplasma, Bd. 8, H.1, 1930.
11. Heilbrun L. V., Protoplasmic viscosity of amoeba at different temperatures, Protoplasma, Bd. 8, S. 58—64, 1929.
12. Heilbrun L. V.,The centrifuge method of determining protoplasmic viscosity, Journ. exper. Zoology, vol. 43, № 21, p. 313—320, 1926.
13. Hogue, Roux Arch. Entw. mech., 29, 1910.
14. Kessler, Über die inneren Ursachen der Kälteresistenz der Pflanzen, Planta, Bd. 24, H. 2, S. 312—352, 1935.
15. Mottier D., The effect of centrifugal force upon the cell, Ann. Bot., v. 13, 325, 1899.
16. Němec B., Ueber die Wahrnemung der schwerkraftreizes bei den Pflanzen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 36, 80—178, 1901.
17. Northen H. T., The effect of centrifugal force on root-tips of Pisum sativum at various temperatures, Amer. journ. Bot., 23, 64, 1936.
18. Northen H. T., Studies of protoplasmic structure in Spirogyra. IV. Effect of temperature on protoplasmic elasticity, Bot. Gaz., v. 100, № 3, 1939.
19. Pekarek J., Absolute Viskositätsmessungen mit Hilfe der Brownschen Molekularbewegung, Protoplasma, Bd. 20, 251—278, 1933.
20. Pantin C. A., Temperature and the viscosity of protoplasm, Journ. Marine Biol. Assoc., XIII, 331—339, 1924.
21. Rubinstein D. L. und Uspenskaja V., Ueber den isoelektrischen Punkt der pflanzlichen Plasmahaut, Protoplasma, Bd. 21, H. 2, 191—225, 1934.
22. Robbins W. J., The isoelectric point for plant tissue and its importance in absorption and toxicity, The univ. of Missouri studies, I, 3, 1926.
23. Russo P. H., Arch. int. Physiol., 10, 1910.
24. Thornton F. E., The viscosity of the plasmacel of amoeba proteus at different temperatures, Physiol. Zool., Bd. 5, H. I, 1932.
25. Tysdal H. M. and Salmon C. S., Viscosity and winter hardiness in the small grain, J. Amer. Soc. of Agronom., 18, 1099, 1926.
26. Timell H., Zentrifugirungsversuche über die Wirkung chemischer Agenten, insbesondere des Kaliums auf die Viskosität des Protoplasmas, Protoplasma, Bd. 3, H. 2, 197—211, 1927.
27. Ulehla V., Die Regulation der Wasserstoffionen Konzentration durch sukulenten Gewebe, Protoplasma, Bd. 3, H. 4, S. 469—505, 1928.
28. Weber F. und Hohenegger H., Reversible Viskositätserhöhung des Protoplasmas bei Kälte, Ber. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 41, H. 5, 198—204, 1923.
29. Weber F. und G., Die Temperaturabhängigkeit der Plasmaviskosität, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 34, H. 10, S. 836—846, 1916.
30. Weber F., Die Zellsaftviskosität lebender Pflanzenzellen, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 39, H. 5, S. 188—193, 1921.
31. Weber F., Zentrifugierung und Protoplasmaviskosität, Protoplasma, Bd. 7, H. 3, S. 444—445, 1929.
32. Yunger V., Die Verlagerungsfähigkeit des Zellinhaltes der Zwiebelschuppen von Allium cepa durch Zentrifugierung, Protoplasma, Bd. 21, H. 3, S. 351—361, 1934.

B. M. GOLUSH and N. A. SHARINA. PHYSICO-CHEMICAL CHANGES IN THE PROTOPLASM INDUCED BY FREEZING

SUMMARY

Investigations of the physico-chemical changes in protoplasmic colloids induced by the action of temperature have in recent years been making greater and greater progress. Many investigators, instead of engaging in mere theorizing about changes in colloids, have turned to direct experimental studies of such changes. Thanks to these studies, our knowledge of the physical chemistry of the cell is attaining an ever firmer foundation. Studies on the viscosity of the protoplasm are particularly numerous. Investigations as to the viscosity of the protoplasm of plant cells have had, however, a defect, viz., that in most cases the investigators have worked with lower plants. Many of the methods used with lower plants are difficult to utilize in studying cultivated plants. Here the investigator is still confronted with numerous methodological difficulties. Moreover, facts established with respect to the viscosity of the protoplasm shed light on only one phase of the problem.

The electro-kinetics of plant cells has been investigated very little. In this field also much needs to be done to elaborate the methodological side of the problem. Of exceptional importance also is the study of physico-chemical changes in the protein complex. At present there is scarcely any data on the effect of temperature on the physico-chemical properties of the protein complex.

The aim of our present investigation was to ascertain the effect on the physico-chemical properties of the protoplasm of temperatures low enough to cause the cells to freeze but not to die. By such a study we considered it might be possible to approach an elucidation of the essence of the harmful effect of frost on the protoplasm. We studied the changes induced by the action of such temperatures in the viscosity of the protoplasm, the concentration of hydrogen ions in the protoplasmic and vacuole sap, and the iso-electric point of the protein complex of the protoplasm. As the material for our investigation we used common crop plants — peas, broad beans, wheat, barley, millet, and leek. From the results of our experiments we have drawn the following conclusions:

1. In order to study changes in the viscosity of the protoplasm after freezing, the centrifugal method is very suitable. Better results are obtained by investigating stem cells than leaf cells, since the former are longer and more regular in shape. Broad beans constitute particularly suitable material, as their cells are very large.

2. In all the crop plants and varieties investigated by us the viscosity of the protoplasm increased after freezing not sufficiently severe to kill the tissues.

3. As a result of freezing (not sufficient to kill the tissues), the pH of the cell sap and also the iso-electric point of the protein complex of the protoplasm shift in the direction of greater alkalinity.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

Ф. Ф. МАЦКОВ и Р. Л. ФАРФЕЛЬ

НОВЫЕ МАТЕРИАЛЫ ПО ВОПРОСУ О ВНЕКОРНЕВОМ ПИТАНИИ РАСТЕНИЙ ЗОЛЬНЫМИ ЭЛЕМЕНТАМИ и АЗОТОМ

Представлено академиком **А. Н. Бахом**

Вопрос о внекорневом питании растений зольными элементами и азотом не нов. Работами Буссенго (1936), Сакса (1886), Шлезинга (1874), А. Майера (1874), Домонтовича и Железнова (1930), а также нашими работами прежних лет (1937, 1938) доказана возможность поглощения растворенных питательных веществ через листья и использования их наряду с питательными веществами, поглощаемыми корневой системой.

В отличие от прежних авторов, нами был поставлен вопрос о практическом использовании такого рода внекорневого питания растений как нового способа подкормки их во время вегетации, имеющего, по нашему мнению, ряд положительных сторон, а именно:

1) при внекорневой подкормке требуется сравнительно небольшая затрата удобрений и избегается иммобилизация их как результат биологического поглощения, неизбежного при внесении удобрений в почву;

2) внекорневую подкормку можно применять при суженных междурядиях и даже при сплошном посеве;

3) путем внекорневой подкормки можно значительно легче удовлетворить потребность растений в микроэлементах, чем путем внесения их в почву;

4) при внекорневой подкормке питательные вещества и катализаторы вводятся непосредственно в листья, т. е. в те органы растения, где они прежде всего используются (удобряется растение, а не почва), — отсюда более быстрое реагирование растений на подкормку;

5) метод внекорневой подкормки позволяет осуществлять строго дифференцированное питание растений по фазам и стадиям их развития и тем влиять на качество и структуру урожая;

6) не исключена возможность использования метода внекорневой подкормки в целях повышения устойчивости растений против неблагоприятных условий среды.

Из сказанного выше отнюдь не следует, что внекорневую подкормку мы противопоставляем подкормке обычной. Питание растений через листья мы считаем необходимым изучать как новый, дополнительный способ воздействия на растительный организм, еще не применяемый практической агрономией, но имеющий несомненный интерес.

Работы кафедры физиологии растений Харьковского сельскохозяйственного института (ХСХИ) по данному вопросу ведутся в двух направлениях:

1) в лабораторной обстановке изучаются условия поступления растворенных питательных веществ через покровы листа в клетки мезофилла в целях познания механизма этого процесса и выработки примерных норм для практической подкормки растений;

2) проводятся рекогносцировочные опыты в поле при хатах-лабораториях в производственных условиях для проверки лабораторных исследований и определения эффективности подкормки растений через листья.

1. Лабораторные работы по изучению условий поступления и выделения растворенных питательных веществ через покровы листа

Еще в 1936 г. кафедрой физиологии растений ХСХИ были проведены опыты по изучению условий проникновения внутрь листа, погруженного в раствор той или другой соли, ионов K, Mg, NO_3 и PO_4. Работа проводилась на листьях сахарной свеклы с применением метода микрохимического анализа. В результате этих исследований было установлено, что проникновение калия из 0,3 *n* раствора KNO_3 наблюдается не раньше, чем через час после погружения листа в раствор. Из 0,3 *n* раствора KCl проникновение в лист K было установлено уже через 30 мин. после начала опыта, причем в обоих случаях при щелочной реакции раствора (pH = 8,2) K поступал внутрь листа в большем количестве, чем при кислой (pH = 3,0).

Магний-ион был обнаружен в клетках листьев свеклы через 30 мин. после погружения в 0,3 *n* раствор $MgSO_4$ и уже через 15 минут — при погружении в раствор $MgCl_2$ той же концентрации. Также через 15 мин. замечено было проникновение в листья свеклы ионов NO_3 из 0,3 *n* раствора KNO_3. Проникновение внутрь листа ионов PO_4 наблюдалось через один час после погружения листьев свеклы в 0,3 *n* раствор KH_2PO_4. Подкисление раствора ускоряло поступление ионов PO_4 внутрь листа.

Уже перечисленные факты свидетельствуют о возможности проникновения внутрь клеток листьев свеклы через их покровы различных анионов и катионов. Однако эти факты нас не удовлетворяли, так как они не давали возможности судить о количественной стороне процесса. Поэтому в 1939 г. опыты были повторены с применением иной методики и по иной схеме.

Изучалось поглощение листьями сахарной свеклы разного возраста ионов калия и фосфорной кислоты из растворов KCl и KH_2PO_4 0,1 *n* и 0,5 *n* концентрации при различном значении pH (3,5; 6,5 и 8,3) в течение различных периодов времени (от 30 мин. до 24 час.).

Листья сахарной свеклы после пребывания в растворах солей многократно промывались в дестиллированной воде, промывные воды присоединялись к исходному раствору (в который перед этим погружались листья), и вся смесь (исходный раствор + промывные воды) подвергалась химическому анализу. Содержание калия определялось колориметрическим методом с применением пикриновой кислоты, а фосфорная кислота — тоже колориметрическим методом по Дениже. Разница в содержании калия и фосфора в растворе до погружения и после погружения в него листьев свеклы служила мерой поглощения ими этих элементов. В табл. 1 представлены результаты опытов по изучению хода поглощения листьями свеклы ионов калия при разных условиях.

В табл. 1 прежде всего обращает на себя внимание то обстоятельство, что время пребывания листьев в растворе мало влияет на количество поглощаемого калия. В некоторых вариантах опыта уже за 30 мин. калия поглощается почти столько же, сколько и за 24 часа. Такой ход поглощения ионов калия указывает на адсорбционный характер этого процесса и подтверждает современные представления о механизме поглощения растворенных веществ живыми клетками растений.

Из табл. 1, кроме того, видно, что из более концентрированного раствора (0,5 *n*) калий проникает в листья свеклы в бо́льшем количестве, чем из раствора более слабого (0,1 *n*) (что вполне понятно), при этом в листья старые несколько лучше, чем в молодые (что не вполне объяснимо). Наконец, из той же табл. 1 не трудно видеть, что калий как катион лучше поглощается листом при щелочной (pH = 8,3), чем при кислой (pH = 3,5) реакции раствора, что вполне отвечает

Таблица 1

Ход поступления калия в листья сахарной свеклы при различных значениях pH

1. Концентрация раствора KCl = 0,1 *n*

Время пребывания листьев в растворе KCl	Количество калия, поглощенного листьями сахарной свеклы на 1 г сухого веса в мг					
	листья молодые			листья старые		
	pH = 3,5	pH = 6,5	pH = 8,3	pH = 3,5	pH = 6,5	pH = 8,3
0,5 час.	—	20,6	28,4	25,8	28,5	35,9
1,5 »	20,5	29,2	31,8	23,5	30,9	37,1
3,0 »	—	21,3	32,1	21,4	32,4	38,2
6,0 »	24,5	25,3	33,4	27,4	35,2	38,0
24,0 »	—	30,0	34,2	28,2	35,0	36,7
2. Концентрация раствора KCl = 0,5 *n*						
0,5 час.	34,5	47,6	42,6	43,7	57,7	48,9
1,5 »	36,2	41,7	41,3	46,2	54,2	51,5
3,0 »	38,9	50,5	42,9	48,6	55,0	53,5
6,0 »	39,0	40,9	43,2	47,6	60,0	55,5
24,0 »	38,9	52,1	44,1	50,3	58,4	55,0

Таблица 2

Ход поступления фосфора (P_2O_5) в листья сахарной свеклы при различных значениях pH

1. Концентрация раствора KH_2PO_4 = 0,1*n*

Время пребывания листьев в растворе KH_2PO_4	Количество фосфора, поглощенного листьями сахарной свеклы на 1 г сухого веса в мг P_2O_5					
	листья молодые			листья старые		
	pH = 3,5	pH = 6,3	pH = 8,3	pH = 3,5	pH = 6,3	pH = 8,3
0,5 час.	10,6	9,2	3,9	6,4	—	1,8
1,5 »	11,2	9,8	4,6	5,9	—	4,2
3,0 »	14,3	9,8	4,3	5,7	—	3,6
6,0 »	12,4	10,5	5,4	7,6	—	2,6
24,0 »	11,6	9,5	4,1	8,8	—	2,2
2. Концентрация раствора KH_2PO_2 = 0,5 *n*						
0,5 час.	—	15,9	11,9	14,5	9,5	9,2
1,5 »	—	11,8	11,9	10,1	12,1	7,9
3,0 »	—	13,7	11,9	10,2	13,4	9,7
6,0 »	—	10,4	12,0	9,8	14,7	9,4
24,0 »	—	—	11,7	11,5	14,4	11,6

современным представлениям о механизме поглощения ионов живыми клетками растений и о влиянии на этот процесс реакции среды.

В табл. 2 представлены результаты опытов по изучению хода поглощения листьями свеклы фосфорной кислоты.

Просматривая табл. 2, не трудно видеть, что поглощение фосфорной кислоты идет тоже очень быстро, так что уже за полчаса количество поглощенной P_2O_5 достигает некоторой более или менее постоянной величины. Возможно, что равновесие в системе раствор — лист наступает еще раньше, но, к сожалению, более короткие сроки соприкосновения листьев с раствором схемой опыта не были предусмотрены. Как бы то ни было, и здесь представление об адсорбции как о первой фазе поглощения ионов из раствора в полной мере подтверждается. Что касается концентрации раствора, то и здесь наблюдается та же вполне понятная зависимость: из раствора, более концентрированного, фосфорной кислоты поглощается больше, чем из раствора более слабого.

Влияние возраста листа выражено ясно лишь при 0,1 *n* концентрации раствора, а именно: листья молодые поглощают фосфорной кислоты больше, чем старые. Совершенно четко проявилось влияние на поглощение листьями фосфорной кислоты концентрации водородных ионов: чем выше pH, тем меньше поглощается P_2O_5 как при 0,1 *n*, так и при 0,5 *n* концентрации раствора соли KH_2PO_4 — явление вполне закономерное и обычное.

Только что описанные опыты по изучению хода поглощения калия и фосфорной кислоты привели нас, как мы указывали выше, к выводу, что первой фазой поглощения листьями ионов из раствора является их адсорбция.

Чтобы еще более убедиться в правильности этого вывода, нами был проведен такой опыт: листья сахарной свеклы (старые и молодые) погружались в раствор KCl 0,1 *n* и 0,5 *n* концентрации при различном значении pH (3,5; 6,5 и 8,3) на время от 30 мин. до 24 час., после чего они многократно промывались дестиллированной водой, а затем на полчаса погружались в раствор $BaCl_2$ соответствующей концентрации (0,1 *n* или 0,5 *n*). По истечении 30 мин. листья вынимались из раствора $BaCl_2$ и в нем определялось содержание калия, вытесненного в раствор ионом бария. Результаты этого опыта представлены в табл. 3.

Таблица 3

Ход вытеснения поглощенного калия барием из листьев сахарной свеклы при различном значении pH

1. Листья обрабатывались сначала 0,1 *n* раствором KCl, а затем 0,1 *n* $BaCl_2$

Время пребывания листьев в растворе KCl	Количество калия (K), вытесненного из листьев сахарной свеклы 0,1*n* раствором $BaCl_2$ на 1 г сухого веса в мг					
	листья молодые			листья старые		
	pH = 3,5	pH = 6,5	pH = 8,3	pH = 3,5	pH = 6,5	pH = 8,3
0,5 час.	—	0,71	1,00	0,58	0,009	0,65
1,5 »	0,26	0,75	0,64	0,54	0,013	0,73
3,0 »	—	0,73	0,49	0,51	0,112	0,96
6,0 »	0,17	0,58	0,41	0,74	Следы	0,71
24,0 »	—	2,86	0,70	0,64	То же	0,91

2. Листья обрабатывались сначала 0,5 *n* раствором KCl, а затем 0,5 *n* $BaCl_2$

Время пребывания листьев в растворе KCl	pH = 3,5 (молодые)	pH = 6,5 (молодые)	pH = 8,3 (молодые)	pH = 3,5 (старые)	pH = 6,5 (старые)	pH = 8,3 (старые)
0,5 час.	3,46	11,89	13,38	4,20	5,96	11,65
1,5 »	—	8,00	7,57	5,05	6,92	10,84
3,0 »	8,33	13,11	18,13	3,98	8,28	9,71
6,0 »	11,43	13,40	12,40	4,17	8,36	6,62
24,0 »	6,00	10,93	11,14	4,76	9,45	6,00

Цифровой материал табл. 3 полностью подтверждает адсорбционный характер первой фазы поглощения калия листьями сахарной свеклы из раствора KCl: чем больше калия поглощается из раствора KCl, тем больше его и вытесняется ионом бария в раствор $BaCl_2$. Аналогичные данные были получены в опытах с вытеснением поглощенного листьями иона PO_4.

Подытоживая свои лабораторные исследования, мы делаем основной вывод, что поглощение растворенных питательных веществ поверхностью листьев вполне возможно, причем механизм этого поглощения, повидимому, таков же, как и механизм поглощения питательных веществ из почвы корневой системой.

2. Опыты с внекорневой подкормкой сахарной свеклы в производственных условиях

Одновременно с лабораторными исследованиями по изучению условий поглощения листьями питательных веществ из раствора, приведенного в соприкосновение с ними, мы проводили опыты с внекорневой подкормкой сахарной свеклы в производственных условиях колхозов, используя для этого колхозные хаты-лаборатории. Опыты эти в большинстве случаев давали положительные результаты. Так, например, в 1937 г., когда опыты по внекорневой подкормке были проведены в четырех районах УССР, из 39 случаев:

Прибавка	свыше	150	ц/га	наблюдалась	1 раз
„	„	100	„	„	4 раза
„	„	50	„	„	4 „
„	„	30	„	„	10 раз
„	„	20	„	„	8 „
„	„	10	„	„	4 раза
„	меньше	10	„	„	5 раз

Отсутствие эффекта наблюдалось только 3 раза.

Для внекорневой подкормки сахарной свеклы мы рекомендовали применять экстракт из суперфосфата, получаемый путем настаивания тука с десятикратным или 15—20-кратным количеством воды, такой же экстракт из золы, а также 1%-ный раствор аммоний-сульфата и 3%-ный раствор калийной соли. Обрызгивание листьев производили от 1 до 3 раз, расходуя на одну подкормку 20—25 л питательного раствора на площадь посева в 100 $м^2$. Обрызгивание листьев проводилось при помощи ранцевых опрыскивателей (если опыты ставились на малых делянках) или конных опрыскивателей, применяемых обычно в борьбе с вредителями (при проведении опыта на значительных площадях).

Внекорневую подкормку мы рекомендовали проводить во второй половине дня под ясные росные ночи, так как питательные вещества, наносимые на поверхность листьев, лучше всего ими поглощаются при наличии росы.

Не останавливаясь подробно на описании этих опытов, так как они уже нами опубликованы, приведем здесь некоторые результаты еще не описанных опытов 1939 г., проведенных на плантациях двух колхозов Ахтырского района Сумской области.

Подкормка через листья проводилась экстрактом из суперфосфата, полученным путем настаивания тука с водой при отношении 1 : 12, а также 5%-ным раствором аммоний-сульфата и 3%-ным раствором калийной соли — порознь или в различных сочетаниях. В одном варианте опыта к смеси питательных веществ прибавлялся двухромовокислый калий в количестве 0,1%.

Всего было 3 подкормки в период после смыкания рядков, т. е. в конце июля и в августе.

Ниже, в табл. 4 мы приводим результаты опытов в колхозах Ахтырского района Сумской области, используя только те цифры, достоверность которых статистически доказана.

Таблица 4

Результаты опытов с внекорневой подкормкой сахарной свеклы, проведенных в колхозе „Червоний шлях“ и колхозе им. Шевченко Ахтырского р-на Сумской области

№ по порядку	Чем подкармливались растения через листья	Колхоз «Червоний шлях»				Колхоз им. Шевченко			
		средн. урожай корней в ц/га	m % ц/га	прибавка в ц/га	прибавка в %	средн. урожай корней в ц/га	m % ц/га	прибавка в ц/га	прибавка в %
1	Контроль	188,6	5,3	—	—	225,5	9,1	—	—
2	Все три подкормки — одним фосфором . .	—	—	—	—	243,0	5,3	17,5	7,8
3	Все три подкормки — фосфором + азот . .	204,1	5,6	15,5	8,2	—	—	—	—
4	1-я подкормка — фосфором, 2-я — фосфором + калий, 3-я — одним калием . . .	213,0	5,1	24,4	12,9	254,0	1,6	28,5	12,6
5	Все три подкормки — смесью NPKCr . . .	201,3	2,1	12,7	6,7	259,5	2,5	34,0	15,1

Как видно из табл. 4, эффект от внекорневой подкормки сравнительно невелик, что объясняется отчасти засушливыми условиями вегетационного периода 1939 г., а отчасти тем, что в период подкормки по ночам не было росы, которая является важным условием для использования наносимых на поверхность листьев удобрений. Тем не менее, полученные результаты лишний раз подтверждают возможность практического применения внекорневой подкормки, тем более что в трех других колхозах Ахтырского и Богодуховского районов были получены такого же порядка прибавки урожая на площади до трех гектаров.

Данные этих трех опытов нами не приводятся, так как они были проведены без повторений и поэтому не могут считаться достоверными.

* * *

Возвращаясь к обсуждению общих принципов внекорневого питания растений, необходимо отметить, что с теоретической точки зрения этот способ удовлетворения потребностей растительного организма в минеральной пище представляется очень перспективным. В самом деле, зеленый лист растения является, как известно, тем органом, где прежде всего совершаются сложнейшие синтезы и превращения органических соединений — процессы, в которые вовлекаются и минеральные вещества, обычно воспринимаемые растением из почвы при посредстве корневой системы. Согласно современным представлениям, биохимические реакции в живых клетках, тканях и органах растений, в том числе и в листьях, протекают с участием органических катализаторов — ферментов, активность и направленность действия которых в значительной степени определяется наличием тех или других минеральных активаторов, каковыми являются зольные элементы, в частности микроэлементы.

Возможность повышать энергию фотосинтеза и изменять направленность действия ферментов (то в сторону гидролиза, то в сторону синтеза) путем введения в лист (например, методом инфильтрации) тех или иных зольных элементов уже экспериментально доказана рядом исследователей (например, работами А. И. Опарина и его учеников, Курсанова, Комиссарова и др.), а также работами, проводимыми в нашей лаборатории. Отсюда совершенно очевидно, что, применяя метод внекорневого питания растений растворами минеральных соединений, мы можем добиться при удачном их подборе, с одной стороны, эффективного повышения энергии фотосинтеза, а с другой — желаемой для нас на

данной стадии развития растения направленности действия его ферментативного аппарата, обеспечивающей создание нужной нам структуры урожая высокого качества.

Изучение с этой точки зрения метода внекорневого питания растений заслуживает, по нашему мнению, большого внимания и имеет значительный теоретический интерес и не меньшую практическую значимость. Именно по этому пути мы будем направлять работу нашей лаборатории в части изучения внекорневого питания растений.

Выводы

1. Внекорневое питание растений, т. е. поглощение и усвоение ими растворенных питательных веществ через листья, вполне возможно.

2. Первой фазой поглощения листьями растворенных веществ является их адсорбция. Ионы, адсорбированные листьями из раствора, могут быть вытеснены в новый раствор другими ионами, даже не имеющими питательного значения. Факты эти указывают на то, что механизм поглощения растворенных веществ листьями растений принципиально не отличается от механизма поглощения их корневой системой.

3. Питание растений через листья (внекорневая подкормка) является новым перспективным агротехническим приемом повышения урожайности сельскохозяйственных растений, так как путем такого рода подкормки можно, повидимому, влиять на энергию фотосинтеза и дыхания растений, а также управлять деятельностью их ферментативного аппарата, изменяя направленность его действия на данной стадии развития организма в желаемую для нас сторону, в целях получения нужной нам структуры урожая, а быть может, и в целях повышения устойчивости растений против неблагоприятных условий внешней среды.

4. Практическое применение метода внекорневой подкормки еще не дает устойчивых результатов, хотя во многих случаях наблюдается значительный эффект. Это объясняется тем, что успех такого рода подкормки в значительной степени зависит от метеорологических условий в период обрызгивания листьев питательным раствором, в частности, от наличия в ночное время росы, способствующей поглощению листьями питательных веществ, нанесенных на их поверхность. В связи с этим имеются основания предполагать, что метод внекорневой подкормки окажется вполне эффективным при его применении в сочетании с дождеванием растений (сначала дождевание, затем подкормка), а в обычных условиях — после дождя или по росе.

Вопрос требует дальнейшей экспериментальной проработки.

Кафедра физиологии растений
Харьковского сельскохозяйственного
института

Поступило
13.V.1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Буссенго Ж. Б., Избранные произведения по физиологии растений и агрохимии, 1936.
2. Домонтович М. К. и Железнов П. А., Научно-агрономический журн., № 2. 1930.
3. Мацков Ф. Ф., Фарфель Р. Л. и Левин О. М., Соц. агротех., 6, 1937.
4. Мацков Ф. Ф., Химизация социалистического земледелия, 5, 1938.
5. Мацков Ф. Ф. и Фарфель Р. Л., Записки Харьковского сельскохозяйственного ин-та, I, 1938.

F. F. MATSKOV and R. L. FARFEL. NEW DATA ON THE PROBLEM OF FERTILIZING OF PLANTS WITH MINERAL ELEMENTS AND NITROGEN THROUGH THEIR LEAVES

SUMMARY

1. «Leaf fertilization», i. e., the absorption and assimilation by plants of soluble nutrient elements through their leaves, is entirely possible.

2. The first phase in the absorption by leaves of soluble substances is their adsorption. Ions adsorbed by the leaves from a solution may be replaced in a new solution by other ions, even those not having nutritive properties. This fact indicates that the mechanism of absorption of soluble substances by the leaves of plants does not differ in principle from the mechanism of their absorption by the root system.

3. Leaf fertilization constitutes a promising new method of increasing the yield of agricultural plants, since by such fertilization it should be possible to exert an influence upon the rate of photosynthesis and respiration of plants and also to control the activity of their fermentative apparatus, changing the direction of its action with the aim of obtaining desired qualities in the harvest and perhaps also of increasing the resistance of the plants to unfavourable environmental conditions.

4. Practical application of the method of leaf fertilization has not yet given constant results, although in many cases quite a favourable effect has been observed. This may be explained by the fact that the success of such fertilization depends to a considerable degree on meteorological conditions at the time the nutrient solution is applied to the leaves, particularly on the occurrence of night dews, which facilitate the absorption by the leaves of nutrient substances placed on their surface. In this connection there are grounds for assuming that the method of leaf fertilization should prove fully effective, if applied after the plants have been sprinkled or after a rain or dew.

This problem requires further experimental study.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

Б. А. ЧИЖОВ

К ВОПРОСУ ОБ ИСПОЛЬЗОВАНИИ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ ИЗ СУХОЙ ПОЧВЫ

Представлено академиком **А. Н. Бахом**

Для обоснования ряда приемов применения удобрений и объяснения их действия на растения необходимо ясное и точное представление о степени использования питательных веществ удобрений в зависимости от влажности почвы, учитывая, что содержание влаги в пахотном слое в засушливых условиях подвержено чрезвычайно сильным колебаниям.

Но как изменяется использование питательных веществ удобрений при уменьшении или увеличении влажности в почве?

При какой влажности усвоение происходит бесперебойно, при каком содержании воды в пахотном слое наступают затруднения в использовании удобрений растениями и когда оно совершенно прекращается?

Для ответа на эти, казалось бы, элементарные вопросы мы имеем пока очень мало данных и в случае необходимости вынуждены подходить к решению их произвольно. Широко распространенное, и на первый взгляд логичное, представление о пропорциональности поглощения воды и питательных веществ растением и прекращении усвоения питательных веществ с задержкой поступления воды — сейчас уже не может быть признано правильным.

Указанное еще Киссельбахом положение о независимости поступления питательных веществ и воды в растения было позднее подтверждено рядом работ, а опытами Бризеля (Breazeale, 1930) показана реальная возможность усвоения корнями растений питательных элементов (K_2O) из сухой почвы.

Об этой возможности можно утверждать и на основании наших трехлетних исследований, проведенных в лаборатории агрохимии Ин-та зернового хозяйства Юго-Востока. Опыты ставились в специально для этой цели смонтированных установках с почвенно-песчаными и почвенно-водными культурами. Результаты их и краткое описание методики приводятся ниже.

В проведении этих исследований, кроме автора, принимали участие лаборант лаборатории агрохимии Института зернового хозяйства Юго-Востока О. С. Птахина и студентка Саратовского СХИ Л. С. Птахина.

а) Опыты с почвенно-песчаными культурами

Впервые факт усвоения растениями азота удобрений из почвы с влажностью ниже коэффициента завядания был установлен нами весной 1935 г. Доказательство его не служило целью опыта. Это было выявлено в результате исследований, поставленных по более общему вопросу — изучению влияния различных влажностей почвы на использование удобрений яровой пшеницей.

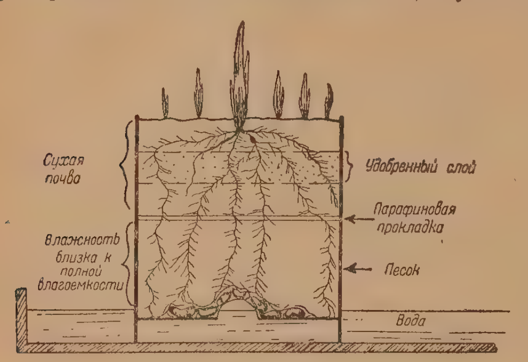
В дальнейшем, осенью 1935 г. и в последующие годы, опыты были продолжены по той же схеме, но с включением дополнительных вариантов, имеющих специальной задачей проверить отмеченное явление. В виду краткости

статьи ниже приводятся материалы, относящиеся только к этому последнему случаю.

Опыты ставились в вегетационных сосудах, с темнокаштановой почвой, по разработанному автором способу парафиновых изоляционных перегородок.

Создание внутри вегетационных сосудов горизонтальных перегородок из парафина, легко пробиваемых корнями и непроницаемых для воды, давало возможность поддерживать во время роста растений различную влажность в нижней и в верхней половине сосудов.

Почва в верхней половине сосудов (над прокладкой), с внесенными в нее удобрениями и с низкой влажностью, служила для снабжения корневой системой растений питательными веществами. В то же время песок, помещаемый под прокладкой в нижней половине сосудов, при условии поддержания там высокой влажности, являлся источником для бесперебойного снабжения растений водой через посредство другой части тех же корней.



Фиг. 1. Монтировка сосудов по способу парафиновых изоляционных перегородок

Такая конструкция, легко осуществимая в обычных вагнеровских или митчерлиховских сосудах, обеспечивая обильное снабжение растений водой и гарантируя их нормальное развитие, вместе с тем позволяла изучать влияние любой низкой влажности на использование питательных веществ удобрений (фиг. 1). Во все три года опыта монтировка сосудов производилась совершенно одинаково. Она сводилась к следующим трем операциям: 1) набивке нижней половины сосудов песком (2,5 кг); 2) созданию парафиновой перегородки, путем заливания выравненной поверхности песка горячей смесью парафина (4 части) и вазелина (1 часть) и 3) набивке верхней половины сосудов почвой (3 кг), с внесением удобрений.

Удобрения вносились в виде суперфосфата и сульфатаммония из расчета по 0,75 г N и P_2O_5 на сосуд. Они не разбавлялись во всем объеме почвы, а смешивались только с одним килограммом ее, который помещался в середине верхней половины сосудов (удобренный слой). Последнее делалось намеренно, чтобы избежать повышенного выноса питательных веществ удобрений из слоя почвы, непосредственно расположенного над прокладкой, на случай, если бы влага просачивалась через нее в местах проникновения корней. Эта предосторожность оказалась излишней. Специальные наблюдения, проведенные над послойным распределением влажности почвы в верхней половине сосудов, такого просачивания не обнаружили.

Посев яровой пшеницы Мелянопус 069 производился в нормальные сроки. Для уменьшения испарения с поверхности в сосуды добавлялся песок в количестве 200—250 г, а после прополки растений укладывался толстый слой ваты. Высокая влажность песка в течение всей вегетации создавалась насыщением сосудов, имевших щель в дне, водой из плоских ванн, куда они ставились ежедневно на 1—1,5 часа.

Влажность почвы в верхней половине сосудов, создаваемая поливкой сверху, до кущения поддерживалась на уровне 60% от капиллярной влагоемкости. В кущение, когда не только зародышевые, но и часть узловых корней успевала проникнуть через парафиновые перегородки, поливка сосудов прекращалась.

В течение нескольких (2—3) последующих дней корневая система извлекала всю доступную воду из почвы, и дальнейшее развитие растений протекало

исключительно за счет влаги нижней половины сосудов. Учет использования питательных веществ удобрений производился путем анализа растений на N и P_2O_5 из выключаемых сосудов, в начале трубкования (первая выключка) и в цветение или заложение пяточки (вторая выключка). В 1935 и 1936 гг. для этой цели из каждой серии выключалось по четыре сосуда, в 1937 г. для повышения точности результатов количество выключаемых сосудов в трубкование и уборку было увеличено до 6.

В целях контроля в первые два года опыта, в сосудах тотчас после выключки производилось послойное определение влажности. Эти наблюдения показали, что уже к этому моменту влажность была ниже коэффициента завядания, составлявшего 14,5% (максимальная гигроскопичность почвы, по Митчерлиху, равнялась 9,8%). В опыте 1935 г. влажность слоя, непосредственно расположенного над парафиновой прокладкой, колебалась для разных сосудов в пределах от 12,2 до 10,5%, влажность удобренного слоя от 11,5 до 9,8 и влажность верхнего слоя от 9,3 до 7,8%. Благодаря постепенному иссушению почвы с поверхности, влажность к моменту уборки урожая во всех слоях понизилась еще на 1—1,5%.

Следовательно, в учетный период (от трубкования до формирования зерна) влажность почвы была значительно ниже коэффициента завядания, т. е. того предела, ниже которого, по обычным представлениям, невозможно не только потребление питательных веществ, но и поглощение воды из почвы.

Тем не менее, учет выноса азота растениями показал использование пшеницей азота удобрений из сухой почвы в сравнительно значительных количествах.

Это последовательно наблюдалось в течение трех лет.

Как видно из приведенных данных в 1935 г., 10 растениями пшеницы после трубкования было использовано из почвы 44 мг азота сульфатаммония, а в 1936 и 1937 гг. приблизительно за тот же период соответственно 30 и 47 мг.

В 1937 г., помимо опыта по выяснению поглощения пшеницей из сухой почвы азота сульфатаммония, по той же методике было проведено исследование с суперфосфатом. Результаты получились совершенно аналогичные.

Фосфорная кислота суперфосфата так же, как и азот сульфатаммония, использовалась растениями пшеницы из сухой почвы, правда, хотя и в меньших, но все же вполне учитываемых количествах (13 мг).

Таким образом в только что описанных опытах была показана возможность использования азота и фосфорной кислоты удобрений пшеницей из почвы с влажностью ниже коэффициента завядания, т. е. фактически из сухой почвы. Из этих же опытов можно сделать и другой чрезвычайно интересный вывод, а именно, что азот и фосфор удобрений поступали в растения без поглощения воды из верхней половины сосудов, так как влажность почвы в удобренном слое, если исключить испарение с поверхности сосудов, практически не изменялась в течение учетного периода.

Приведенное заключение о поступлении питательных веществ в растения без притока воды было бы явно парадоксальным, если бы не целый ряд соображений, основанных уже на достаточном экспериментальном материале и на прямых исследованиях Бризеля, его подтверждающих и аппробирующих.

Сравнительно давно нашло свое признание выдвинутое исследованиями Киссельбаха и подтвержденное опытами Грачанина (Gračanin, 1932) и др. положение о непропорциональности поступления питательных веществ и воды в растения. Это положение, при логическом его развитии, дает уже право говорить о возможности, при некоторых условиях, расчленения момента поглощения воды и питательных веществ как явлений, вызываемых различными причинами.

И действительно, если поступление воды в растения в основном обусловливается осмотическими явлениями и транспирацией, то поглощение питательных веществ, согласно последним воззрениям, вызывается совсем иными процессами. Согласно адсорбционной теории, возглавляемой у нас в СССР проф. Д. А. Сабининым и его школой (1935), первоначальный этап усвоения питательных веществ из почвенного раствора растениями происходит не путем

Таблица 1

Усвоение яровой пшеницей азота сульфатаммония из почвы с влажностью ниже коэффициента завядания

№ варианта	Удобрение в верхней половине сосуда	Время уборки урожая	Урожай сухой массы в мг	N в %	Вынос N в мг	Вынос азота, в мг после трубкования: всего	Вынос азота, в мг после трубкования: сульфатаммония
		Опыт 1, 1935 г.					
1	$(NH_4)_2SO_4$	Трубкование	2,8	4,90	137	—	—
	„	Цветение	13,8	1,52	210	73	44
2	без $(NH_4)_2SO_4$ . .	Трубкование	2,3	2,63	80	—	—
	„ . .	Цветение	3,2	1,09	89	29	—
		Опыт 2, 1936 г.					
1	$(NH_4)_2SO_4$	Трубкование	2,7	2,71	73	—	—
	„	Заложение пяточки	6,5	1,63	106,0	33	30
2	без $(NH_4)_2SO_4$ . .	Трубкование	1,3	1,27	16	—	—
	„ . .	Заложение пяточки	2,5	0,74	19	3	—
		Опыт 3, 1937 г.					
1	$(NH_4)_2SO_4$	Трубкование	3,0	2,48	74	—	—
	„	Заложение пяточки	12,5	0,97	121	47	47
2	без $(NH_4)_2SO_4$ . .	Трубкование	2,2	1,46	32	—	—
	„ . .	Заложение пяточки	4,5	0,61	28	(—4)	—

Таблица 2

Усвоение яровой пшеницей фосфорной кислоты суперфосфата из почвы с влажностью ниже коэффициента завядания

№ варианта	Удобрение	Время уборки урожая	Урожай сухой массы, в мг	P_2O_5 в %	Вынос P_2O_5, в фазу трубкования и заложения пяточки, в мг	Вынос P_2O_5, в мг после трубкования: всего	Вынос P_2O_5, в мг после трубкования: из суперфосфата
1	$Ca(H_2PO_4)_2$ . . .	Трубкование	5,2	0,97	50	—	—
	„ . . .	Заложение пяточки	11,5	0,62	71	21	13
2	без $Ca(H_2PO_4)_2$.	Трубкование	3,3	0,47	16	—	—
	„ .	Заложение пяточки	7,7	0,31	24	8	—

диффузии, а путем поглощения отдельных питательных ионов почвенного раствора адсорбирующей поверхностью корней. При этом поглощение ионов сопровождается обменом их или на ионы, ранее адсорбированные клетками корня, или на ионы, образующиеся там в процессе жизнедеятельности самих растений (Колосов) и, в частности, на ионы H^+ и HCO_3^-.

А если это так, то поступление питательных веществ из почвы, очевидно, может происходить и не вместе с жидкой фазой почвы, а только при посредстве ее, т. е. при наличии водного контакта между почвенными частицами и адсорбирующими клетками корня. Еще Комбер (Comber, 1922) полагал, что «растения и почва могут образовать при посредстве коллоидов одну систему, в которой передвижение питательных веществ может происходить без посредства почвенного раствора», т. е. из твердой фазы почвы. Теперь это подтверждается уже многими работами [1].

Убедительный материал по усвоению вещества из почвы без поглощения воды мы находим в интересных исследованиях Бризеля (1929, 1930). Впрочем, как пишет в одной из своих работ И. В. Красовская (1935), последнее «было уже экспериментально доказано почти 50 лет тому назад Габерландом». Бризель же показал не только полную реальность этого явления, но и попытался дать ему теоретическое обоснование. По Бризелю, усвоение веществ из сухой почвы может происходить благодаря выбрасыванию воды корнями в сухую почву, но при условии, если хотя бы часть корневой системы растений будет обильно снабжаться водой из достаточно увлажненных слоев почвы.

Поступление воды в растение обычно продолжается до тех пор, пока сосущая сила корня больше удерживающей силы почвенных частиц, к нему прилегающих. Но как только, вследствие уменьшения влажности в почве ниже коэффициента завядания, например, при подсыхании ее с поверхности, удерживающая сила комочков почвы возрастает и будет превышать сосущую силу клеток корня, вода перестает поступать в корни растений, а, наоборот, будет оттягиваться из них в почву. Это должно продолжаться до тех пор, пока влажность прилегающих почвенных частиц не повысится до коэффициента завядания, т. е. пока сосущая сила корня не будет равна удерживающей (отнимающей) силе почвы. При оттягивании воды в сухую почву в увлажненных микрозонах устанавливается водный контакт между клетками корня и частицами почвы, а если такой контакт осуществляется, «питательные ионы могут двигаться из почвы в растение даже и тогда, когда прекращается всякое движение воды в почве», — пишет Бризель.

Наши опыты, проведенные вне зависимости от работ Бризеля, оказались и по постановке, и по результатам близкими к исследованиям этого ученого [2]. Не находя более обоснованного истолкования наблюденных явлений, мы придерживаемся воззрений, выдвинутых Бризелем. Они логичны, подтверждаются экспериментально и согласуются с современными представлениями о механизме усвоения питательных веществ растениями.

б) Опыты в водно-почвенных культурах с проростками пшеницы

Однако, прежде чем присоединиться к трактовкам, выдвигаемым Бризелем, в 1937 г. мы провели проверочные испытания его исследований. Последние были поставлены таким образом, чтобы совершенно устранить все моменты, которые могли бы вызвать сомнения в правильности наблюденных явлений. Для опытов в основном была использована методика Бризеля, но с небольшими изменениями и упрощениями, однако, не в ущерб точности. Вместо больших сосудов, в которых Бризель помещал часть корневой системы пшеницы в почву, были использованы простые лабораторные пробирки с пробитым дном. Нижние же сосуды были заменены эрлейнмейеровскими колбочками размером в 300—400 см³.

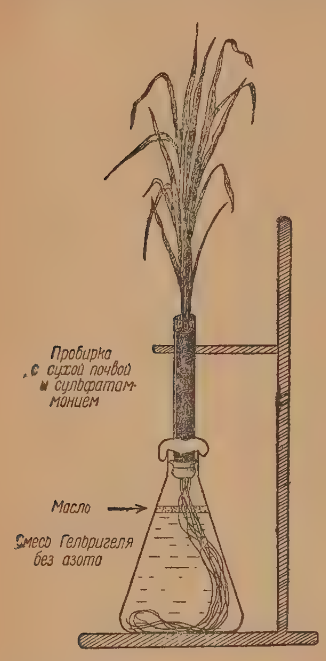
Опыт имел целью проверить основные положения, выдвигаемые Бризелем: 1) выяснить способность растений яровой пшеницы выбрасывать корнями воду в сухую почву и тем самым повышать ее влажность до состояния, близкого коэф-

[1] Обзор их можно найти в статьях С. С. Ярусова (1938) и Е. И. Ратнера (1939).

[2] С работами Бризеля в подлиннике мы имели возможность ознакомиться уже после того, как экспериментальная часть первого года нашей работы была уже закончена.

фициенту завядания (1-я серия); 2) установить возможность поглощения растениями азота сульфатаммония (2-я серия) из увлажненной таким образом почвы.

При постановке этих исследований проростки яровой пшеницы до 20-дневного возраста выращивались в кристаллизаторах. К этому времени корешки проростков достигали длины 20—25 см. Далее, корешки нескольких (3—5) проростков опускались в пробирки с дном из парафинированной марли. Свободные концы корней, длиною в 10—12 см, пропускались через отверстие в марлевом дне в эрленмейеровские колбочки, с разбавленной вдвое смесью Гельригеля. Пробирки заполнялись отвешенной сухой почвой с точно определенной влажностью.



Фиг. 2. Установка для доказательства выбрасывания воды корнями в сухую почву и поглощения из нее азота удобрений

Во избежание поглощения влаги из наружного воздуха, верхние и нижние отверстия пробирок около стеблей и корней заделывались смесью парафина с воском. Для устранения возможности передвижения раствора из эрленмейеровских колбочек в пробирки по наружной поверхности корней, питательный раствор заливался слоем минерального масла в $1—1^1/_2$ см толщиною (фиг. 2).

В такой системе растения выращивались в течение 18—14 дней, заметно увеличивая свои надземные части и корни. У некоторых растений было отмечено даже начало колошения. На 19—15-й день опыт был закончен. Почва была извлечена из пробирок и в ней определена влажность (табл. 3).

Данные показывают, что за период опыта в семи пробирках влажность повысилась с 9 до 16,4% и в одной с 4 до 16,7%, т. е. в первом случае на 7,4 и во втором на 12,7%. Влажность почвы после опыта оказалась близкой к полуторной максимальной гигроскопичности, или коэффициенту завядания. Такое увеличение влажности, повидимому, должно быть отнесено исключительно

Таблица 3

Влажность почвы в пробирках первой серии до и после опыта.
Опыт 5, 1937 г.

№ пробирки	Влажность в начале опыта, %	Влажность в конце опыта, %	Прибавка влажности, %
1	9	15,58	6,58
2	9	16,68	7,68
3	9	15,22	8,22
4	9	16,75	7,75
5	9	17,00	8,00
6	9	18,66	9,66
7	9	14,57	5,57
Среднее . .	9	16,35	7,35
8	4	16,70	12,70

за счет перехода воды из корней растений в почву, так как всякие другие пути проникновения ее в пробирки были устранены.

Этим опытом было полностью подтверждено первое положение Бризеля о возможности оттягивания воды из корней пшеницы и увлажнения ею сухой почвы до влажности, близкой к коэффициенту завядания, т. е. до состояния, при котором удерживающая сила почвы равна сосущей силе корней пшеницы.

Постановка второй серии опыта была совершенно аналогична с первой, с той только разницей, что из питательной смеси Гельригеля в эрленмейеровских колбочках был исключен азот, а в почву пробирок, в качестве источника азота, из расчета 0,75 г на кило почвы, вносился сульфатаммоний. Перед набивкой пробирок влажность почвы путем просушивания доводилась до 4%.

По окончании опыта, через 15—13 дней, растения из пробирок соединялись вместе, высушивались, взвешивались и в них определялся азот. Также анализировались зерна пшеницы, из которых брались семена для проращивания проростков.

Таблица 4

Влажность почвы в пробирках второй серии.

Опыт 6, 1937 г.

	Номера пробирок									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Длительность опыта, дни	15	15	15	15	15	14	14	13	13	13
Влажность в начале опыта, %	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
Влажность в конце опыта, %	14,70	13,54	14,80	15,38	14,71	11,53	12,80	12,58	11,9	11,22
Прибавка влажности	10,70	9,54	10,8	11,3	10,7	7,5	8,8	8,5	7,99	7,22

Следовательно, за время опыта из пробирок с сульфатаммонием при первоначальной влажности почвы в 4% и конечной 14,8—11,2% проростками пшеницы было поглощено 71 мг азота.

Этим опытом было подтверждено и второе положение Бризеля о поглощении питательных веществ из фактически сухой почвы с первоначальной влажностью ниже максимальной гигроскопичности.

Таким образом возможность поступления питательных веществ удобрений в растения из сухой почвы, показанная Бризелем для калия, была нами подтверждена в отношении азота и фосфора.

Таблица 5

Вынос азота яровой пшеницей из пробирок с сухой почвой

Вес 39 проростков в мг	4080
Вес 39 зерен в мг	960
% азота в проростках	2,46
% азота в зернах	3,05
Количество N в проростках в мг	100
Количество азота в зерне в мг	29
Количество азота, поглощенного проростками из сухой почвы пробирок, в мг	71

Этот новый момент дает основание уже с несколько иными критериями подойти к освещению ряда вопросов питания растений и оценке действия удобрений в засушливых условиях. Очевидно, что прежнее наше представление о том, что при пересыхании пахотного слоя внесенные в почву удобрения являются при всех условиях мертвым неусвояемым запасом для растений, требует уточнения и пересмотра.

Исходя из вышеприведенных фактов, можно предположить, что растение может использовать питательные вещества самой почвы и внесенных удобрений

из пересохшего пахотного слоя. И это использование будет продолжаться до тех пор, пока в нижних горизонтах будут еще содержаться достаточные запасы влаги и пока эти запасы смогут обеспечивать беспрерывный и обильный приток воды через корневую систему и переход ее в верхние сухие слои почвы.

В полевой обстановке это вероятно в целом ряде случаев — например, при условии неглубокого залегания грунтовых вод, при обильном снегозадержании и применении других способов, направленных на накопление значительных запасов влаги в корнеобитаемом слое. Но, конечно, питательные вещества из сухой почвы будут поглощаться в гораздо меньших количествах, чем из влажной, так как использование их растениями будет происходить из гораздо меньшего объема почвы.

Поэтому обнаруженная в наших опытах и в опытах Бризеля способность растений в определенных условиях усваивать питательные вещества и из сухой почвы ни в какой степени не умаляет значения тех агротехнических мероприятий, и в первую очередь орошения, которые направлены на поддержание в возможно более влажном состоянии также и пахотного горизонта, так как только при этом условии может быть достигнуто возможно более полное использование удобрений и получение достаточно высокого урожая.

Институт зернового хозяйства
Юго-Востока
Саратов

Поступило
13.V.1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Колосов И. Н., Тр. ВИУА, 8, 1935.
2. Корицкая Г. Д., Почвоведение, 4, 1939.
3. Красовская И. В., Сб. по физиологии засухоустойчивости, Изд. ВАСХНИЛ, 1935.
4. Ратнер Е. И., Известия АН, Отд. естеств. наук, 1939.
5. Сабинин Д. А. и Колосов И. Н., Тр. ВИУА, 8, 1935.
6. Чижов Б. А., Тр. ВИЗХ, т. VIII, Саратов, 1936.
7. Чижов Б. А., Сборник конференции по физиологии и почвоведению, II, Саратов, 1938.
8. Ярусов С. С., Почвоведение, 6, 1938.
9. Breazeale I. F., Arizona Agr. Exp. Sta. Bull., 29, 1930.
10. Comber, Journ. of agric. Sci., v. XII, Part 4, 363, 1922.
11. Gračanin, Comptes Rendus, A. Sc. Paris, t. 1914, 1932. Цитировано по Сабинину, Тр. ВИУА, № 8.
12. Magistad O. C. and Breazeale I. F., Arizona Agr. Exp. Bull., 25, 1929.

B. A. CHIZHOV. ON THE QUESTION OF CONSUMPTION OF NUTRITIVE SUBSTANCES FROM A DRY SOIL

SUMMARY

In 1935 the author established the possibility of absorbing by the spring wheat of the nitrogen of ammonium sulphate from a soil, the humidity of which was lower than the wilting point. In 1937 the experiment was repeated with superphosphate and yielded the some result. According to Breazeale's suggestion, which he made as early as in 1929, this phenomenon may be due to a release of water by the roots, passing through a dry soil, provided however that the other part of the root system should have an uninterrupted water supply from the sufficiently humid soil layers.

The release of water into a dry soil lead to the establishment in moistened microzones of a water contacte between the particles of the soil and the root cells.

According to Breazeale's such a contact being established, the absorption of nutritive ions from the soil solution becomes possible without the absorption of water.

The present author's investigations showed that water may actually be released into the soil and moisten it; in one of the experiments the increase of humidity was from 9 to 13—17% and in another — from 4 to 14—16%.

The author substantiated also the second Breazeale's suggestion, about the possibility of the absorbtion of nutritive substances in a quite perceptible quantities from the soil moistened by the roots without the absorbtion of the water.

The facts thus established indirectly substantiate the modern views concerning the mechanism of absorption of nutritive substances by plants: the adsorption theory of absorption of nutritive substances (Deveaux, Lundegård, Sabinin, Kolosov), the principle of the independence of water absorbtion from that of the nutritive substances (Kisselbach, Kostychev, Sabinin, Graačnin), and the conception of the absorption of substances out of the solid phaseof soil by means of a direct interchange of ions between the soil colloids and the colloids of the root cells (Comber, Hoagland et al.).

These facts have a practical value as well. It becomes evident that the old idea about the unaccessibility for the plant of the fertilizers introduced into a dried arable layer, must be now revised and defined more accurately.

On the basis of the facts mentioned above, it can be suggested that so long as the lower soil layers contain sufficient amount of water, the nutritive substances of the fertilizers may be absorbed even from a dry soil layer.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

А. А. КУЗЬМЕНКО и В. Д. ТИХВИНСКАЯ

О НАСЛЕДОВАНИИ НИКОТИНА и АНАБАЗИНА МЕЖВИДОВЫМ ГИБРИДОМ N. TABACUM L. × N. GLAUCA GRAH. и ВЗАИМОВЛИЯНИИ ЭТИХ ВИДОВ ПРИ ТРАНСПЛАНТАЦИИ

Представлено академиком **А. Н. Бахом**

Наследование химического состава при гибридизации растений представляет большой теоретический и практический интерес. Особое значение приобретает этот вопрос в случае отдаленной гибридизации.

Установление закономерностей наследования и расщепления у гибридов по химическим признакам представляет собою наименее разработанный раздел селекции растений.

Применительно к техническим эфирномасличным растениям работы в этом направлении были начаты Никитским ботаническим садом им. В. М. Молотова еще в 1932—1933 гг. Сравнительно недавно появилась работа В. И. Нилова (1939), в которой изложены данные о химической изменчивости при межвидовых скрещиваниях Ocimum canum Sims. и Ocimum pilosum Willd. Этот автор отмечает случаи появления химических новообразований во 2-м и 3-м поколениях у гибридов.

Вопрос о химической изменчивости при скрещивании у других растений, особенно технических, почти совершенно не затронут экспериментальной разработкой.

Как видно из обзорных статей Иванова (1935) и Базилевской (1935), по вопросу о наследовании химических признаков при скрещиваниях имеются крайне скудные сведения.

Для табачных растений вопрос о наследовании главнейших алкалоидов при отдаленной гибридизации также еще мало изучен. В 1935 г. Костов и Аксамитная сообщили о результатах исследования химического состава гибридов и их амфидиплоидов N. rustica × N. paniculata и N. glauca × N. langsdorffii. Авторы нашли у гибридных растений в одном случае следы алкалоида, в случае же скрещивания с N. glauca полное отсутствие алкалоида. Но у амфидиплоида они наблюдали в обоих случаях появление алкалоида.

В том же году А. А. Шмук и М. И. Хмура (1935) опубликовали свою работу, в которой делают вывод, что растениям некоторых видов Nicotiana, как, например, N. glauca, свойственны почти исключительно нелетучие алкалоиды, другим же, как N. tabacum, только летучие с паром. Они подробно излагают результаты исследования гибридов разных поколений между N. tabacum и N. sylvestris.

Довольно значительное количество анализов гибридных растений этой комбинации показало, что первое поколение в отношении состава алкалоидного комплекса вполне стандартно. В последующих же поколениях у гибридов идет расщепление, которое авторы склонны были рассматривать в полном соответствии с основным положением Менделя.

Правда, оснований к такому заключению у авторов по сути нет, так как они и сами отмечают, что «числовые выражения не вполне совпадают с установленными Менделем», объясняя это тем, что «они не полностью исследовали весь состав гибридного потомства».

Более поздними исследованиями М. И. Хмуры (1938) была дана подробная характеристика алкалоидного комплекса растений N. glauca. Несколько раньше А. А. Шмук (1937), исследуя химический состав алкалоидов при межвидовой гибридизации у растений рода Nicotiana, выявил, что отдельные виды Nicotiana содержат различные по химическому строению алкалоиды. Растения N. tabacum, N. rustica, N. alata, N. langsdorffii содержат никотин; N. sylvestris и N. Rusbyi содержат алкалоид, являющийся вторичным основанием, и, наконец, растения N. glauca содержат анабазин.

Затем было выявлено, что первое поколение, полученное от скрещивания этих видов, вполне однообразно, т. е. содержит только один алкалоид, характерный для одного из родителей. В дальнейшем же потомстве происходит расщепление, в результате которого появляются растения как содержащие смеси алкалоидов, так и отдельно тот или иной алкалоид, характерный для родителей. Общее содержание анабазина в растениях первого поколения N. tabacum × × N. glauca всегда значительно выше, чем в исходной родительской форме.

Автором были исследованы также гибриды 2, 3 и 5-го поколений. На основании этих анализов установить закономерность наследования химических признаков у расщепляющихся гибридов пока невозможно.

К этому же периоду относится работа М. Ф. Терновского, М. И. Хмуры и Н. И. Жукова (1937), в которой авторы указывают на полное доминирование анабазина над никотином у гибридов первого поколения между N. tabacum и N. glauca и у тройного гибрида N. tabacum × N. glauca × N. sylvestris. У всех исследованных этими авторами гибридов N. rustica × N. glauca никотина совершенно не было обнаружено. Поэтому они допускают даже существование особых генов, определяющих трансформацию никотина в анабазин.

Нельзя не упомянуть о работе В. Н. Любименко, О. А. Щегловой и Н. Н. Гортиковой (1937) о наследовании химического состава у табаков. Авторы этой работы, одновременно с исследованием пластидных пигментов, определяли количественное содержание никотина у межвидовых гибридов рода Nicotiana. Они делают вывод, что синтез никотина и синтез пигментов не связаны непосредственно друг с другом.

Предыдущие наши работы (А. А. Кузьменко, 1934, 1935, 1936) касались вопросов генезиса и синтеза никотина в растении. Настоящая работа представляет результаты опытов, произведенных в отделе химической физиологии растений Института ботаники АН УССР в 1938 и 1939 гг. В задачу исследования входило выяснение влияния межвидовой гибридизации на накопление алкалоидов и некоторых других химических веществ в табачном растении.

Наблюдения над половыми гибридами и родительскими формами

Результаты опытов 1938 г. были уже частично опубликованы (В. Тихвинская, 1939), а потому мы не будем подробно останавливаться на методике и технике работы.

На основании химических анализов листьев опытных растений двух видов табаков N. tabacum Дюбек 44/39, N. glauca и их гибрида F_1 мы пришли к выводу, что в листьях гибридных растений синтезируется анабазин, свойственный растениям N. glauca. По содержанию общего и белкового азота в листьях гибридные растения приближались к N. tabacum. По длине вегетационного периода и отчасти по внешнему габитусу гибридные растения первого поколения N. tabacum × N. glauca также приближались к первому родителю. В виду того, что в этом опыте химические исследования были произведены с небольшим количеством опытных растений, работа была продолжена.

В 1939 г. исследования производились по более обширной программе, с большим количеством растений той же комбинации видов Nicotiana, но по более расширенной схеме. Наряду с половыми гибридами в опыт была включена трансплантация тех же видов растений, различным образом комбинированных. Растения, как и в первом опыте, выращивались саженкой в больших вегетационных сосудах (15 кг почвы). При выращивании растений поддерживалась все время 60%-ная влажность почвы при полном обеспечении азотом, фосфором и калием.



Фиг. 1. Общий вид опытных растений. *1* — N. tabacum Дюбек 44/39; *2* — N. glauca; *3* — гибрид F_1 N. tabacum × N. glauca

Фенологические наблюдения снова показали, что длина вегетационно периода у гибридных растений была почти одинакова с таковой у родител N. tabacum. Длина вегетации от всходов до начала цветения для растени N. tabacum равнялась 82 дням; для гибридных — 86 и для растений второго родителя N. glauca — 125 дням.

Для химических анализов были взяты листья с опытных растений 2 раза за период вегетации растений: при появлении первого цветка и через 2 декады от начала цветения. Кроме того, 10.VII были взяты листья в разные часы суток для наблюдения суточного хода растворимых углеводов. Общее представление о развитии опытных растений дает фиг. 1.

Каждая проба листьев для анализа составлялась всегда из 13, 14, 15, 16, 17 и 18-го листа с одного растения. Ярусность листьев строго учитывалась. Фиксация листьев производилась немедленно после их срезания в сушильном шкафу при 100° С в течение 15—20 мин. Досушивались листья при низкой температуре и перед анализом тщательно растирались в фарфоровой ступке. В подготовленных таким образом пробах были произведены количественные

определения никотина по методу Бертрана-Жавилье, модифицированному Шапеном, суммы алкалоидов по методу Келлера, видоизмененному Боднаром, и в части образцов листьев производилось ацетилирование анабазина в эфирной вытяжке с последующим осаждением никотина пикриновой кислотой по методу М. И. Хмуры.

Одновременно в тех же самых образцах были проделаны количественные определения общего азота по Кьельдалю, белкового азота по Барнштейну и растворимых углеводов по методу Шоорля. Цифровые данные анализов, относящиеся к опыту 1938 г., выраженные в процентах и в миллиграммах на единицу поверхности листа, представлены в табл. 1.

Таблица 1

Динамика химического состава родительских форм и гибрида N. tabacum × N. glauca

Название растения	Фаза развития растений	В % на абсолютно сухой вес				В мг на 1000 см² листовой поверхности			
		азот		никотин	сумма алкалоидов	азот		никотин	сумма алкалоидов
		общий	белковый			общий	белковый		
N. tabacum Дюбек 44/39	Цветение	3,07	1,90	1,80	4,34	81,3	50,3	47,7	114,9
То же	1-я декада	2,48	2,03	1,92	3,30	69,9	57,2	54,2	93,1
То же	2-я декада	1,69	1,38	2,43	3,60	46,4	37,9	67,6	98,8
N. glauca	Цветение	2,28	1,98	0,19	0,86	117,4	102,0	9,7	44,3
То же	1-я декада	1,91	1,72	0,17	1,00	84,2	75,8	7,6	44,1
То же	2-я декада	1,82	1,75	0,04	4,11	80,3	77,2	1,6	181,5
Гибрид N. tabacum × N. glauca	Цветение	2,83	2,42	0,20	1,89	70,6	60,3	5,0	47,1
То же	1-я декада	2,55	2,25	0,12	2,01	66,2	58,4	3,1	52,2
То же	2-я декада	2,03	1,92	0,03	3,47	54,7	51,7	0,7	93,4

Из приведенных данных видно, что гибрид F_1 N. tabacum × N. glauca наследует алкалоид N. glauca — анабазин.

Данные таблицы свидетельствует о том, что в листьях N. tabacum происходит постепенное накопление никотина. Одновременно в листьях гибридных растений так же, как и в листьях N. glauca, количество алкалоида, осаждаемого кремневольфрамовой кислотой, уменьшается от десятых до сотых долей процента. Эти следы летучих оснований едва ли можно отнести на счет никотина. Зато сумма алкалоидов довольно быстро растет как у гибридов, так и у растений N. glauca. К концу второй декады после зацветания в листьях гибридных растений общее количество алкалоидов увеличивается в два раза. Эта сумма возрастает за счет второго слагаемого — нелетучего алкалоида анабазина.



Фиг. 2. Развитие опытных растений. Слева направо: N. glauca; гибрид F_1 N. tabacum×N. glauca; N. tabacum (2.VII.1939)

Что касается иных химических компонентов, а именно общего и белкового азота, то по количественному содержанию их в листьях гибридные растения приближаются к первому родителю N. tabacum.

Из табл. 1 видно, что в листьях гибридов и растений N. tabacum содержание общего и белкового азота значительно меньше, чем в листьях N. glauca. Следует еще отметить, что для всех трех групп растений характерно постепенное уменьшение в листьях с возрастом растений количества общего и белкового азота при одновременном накоплении алкалоидов.

В связи с тем, что толщина и плотность листьев не одинаковы у родительских форм и гибрида, то при сопоставлении химического состава растений видно, что те же самые величины, выраженные в процентах на абсолютно сухой вес, представляют иные соотношения между гибридами и родителями. Поэтому для удобства сопоставления этих данных с данными 1939 г. в табл. 1 приводится как процентное содержание в листьях алкалоидов белкового и общего азота, так и их содержание на единицу площади листа.

Данные анализов по опыту 1939 г. сведены в двух табл. 2 и 3, а представление о развитии опытных растений дает фиг. 2. Приведенные в табл. 2 данные представляют собой часть результатов анализов, произведенных в период цветения растений.

Таблица 2

Количество азота, алкалоидов и растворимых углеводов в листьях родительских форм и гибридов N. tabacum × N. glauca в начале цветения (в процентах на абсолютно сухой вес)

Название образца	Азот общий	Алкалоиды		Реакция с пикриновой кислотой	Растворимые сахара	
		никотин	анабазин		до инверсии	после инверсии
N. tabacum Дюбек 44, растение 1-е	3,25	1,78	—	+	7,68	9,84
N. tabacum Дюбек 44, растение 2-е	3,25	1,87	—	+	7,30	9,84
N. tabacum Дюбек 44, растение 3-е	3,10	1,82	—	+	7,20	9,87
N. glauca, растение 1-е . .	2,66	0,05	0,63	—	5,23	—
N. glauca, растение 2-е . .	1,91	0,03	0,49	—	—	—
Гибрид F_1, растение 1-е . .	3,25	0,12	1,69	—	7,12	9,02
Гибрид F_1, растение 2-е . .	2,79	0,11	1,52	—	8,32	10,71
Гибрид F_1, растение 3-е . .	3,28	0,12	1,63	—	6,02	—

Динамика растворимых углеводов и алкалоидов в листьях родительских форм и гибри

Часы суток	N. tabacum Дюбек 44/39						N. glauca		
	Растворимые сахара			никотин	анабазин	реакция с пикриновой кислотой	Растворимые сахар		
	до инверсии	после инверсии	сахароза				до инверсии	после инверсии	сахароз
6	4,39	6,58	2,19	1,80	—	+	2,57	3,78	1,21
12	7,23	9,07	1,84	1,34	—	+	5,11	5,75	0,64
16	4,64	7,58	2,94	2,06	—	+	3,85	5,15	1,80
20	4,12	5,97	1,85	2,18	—	+	1,89	3,14	1,25

Для представления об индивидуальной изменчивости приведены результаты для 2—3 экземпляров растений гибридов и родительских форм. Определения никотина в листьях N. glauca и гибрида по методу Бертрана-Жавилье показали следы алкалоида. Зато у гибридных растений было обнаружено значительное количество алкалоидов, определяемых по методу Келлера, которым устанавливается вся сумма алкалоидов в растении. Это количество и должно быть отнесено за счет анабазина.

Характерно, что у гибридов содержание этого алкалоида значительно выше, чем у N. glauca. Сказанное выше подтверждается и тем, что эфирные вытяжки из листьев гибридных растений так же, как и из листьев N. glauca, после ацетилирования никогда не давали осадка с пикриновой кислотой.

Это подтверждает отсутствие никотина у гибридных растений, так как вытяжки из листьев N. tabacum всегда дают положительную реакцию с этим реактивом.

Данные о наследовании гибридными растениями F_1 N. tabacum × × N. glauca алкалоидного комплекса от N. glauca и преобладание у них анабазина в известной части совпадают с данными вышеупомянутых исследователей (А. А. Шмук, 1937).

Что касается содержания в листьях гибридных растений других химических компонентов, а именно общего азота и растворимых углеводов, то оно приближается к содержанию этих веществ у первого родителя N. tabacum. Это подтверждается данными определений, сведенных в табл. 3.

Для представления о суточных колебаниях в содержании углеводов и алкалоидов у родительских форм и гибридных растений производились соответствующие наблюдения по часам суток. В табл. 3 сведены результаты анализов, произведенных 10.VII.1939.

Из табл. 3 видно, что по процентному содержанию алкалоидов гибридные растения приближаются к N. glauca, а по содержанию растворимых углеводов они ближе к N. tabacum. Растения N. glauca и гибрида совершенно не дают реакции с пикриновой кислотой.

Что касается наблюдающихся суточных вариаций в содержании алкалоидов и растворимых углеводов, то они сравнительно незначительны, так как расчет дан в процентах на сухое вещество. Содержание сухого вещества как такового колеблется в листе в зависимости от интенсивности фотосинтеза, дыхания и быстроты оттока ассимилятов.

Кроме того, содержание воды в листе (его гидратура) на протяжении суток также весьма сильно колеблется. При этом в листьях N. glauca и гибрида минимальное содержание воды было отмечено в 12 час. дня, а в листьях N. tabacum в 4 час. дня.

Таблица 3

N. tabacum × N. glauca (в $^0/_0$ на абсолютно сухой вес листа)

N. glauca			Гибрид F_1 N. tabacum × N. glauca					
			Растворимые сахара					
никотин	анабазин	реакция с пикриновой кислотой	до инверсии	после инверсии	сахароза	никотин	анабазин	реакция с пикриновой кислотой
0,05	0,79	—	5,08	6,02	0,94	0,12	0,61	—
0,08	0,66	—	6,08	6,30	0,22	0,08	0,65	—
0,08	0,60	—	7,50	9,75	2,21	0,08	0,96	—
0,19	0,86	—	9,00	9,99	0,99	0,09	0,76	—

Опыты с трансплантацией

В продолжение вегетационного периода 1939 г. были поставлены также опыты с трансплантацией растений трех видов Nicotiana. Была произведена трансплантация N. glauca × N. rustica (сорт Высокорослая зеленая), N. glauca × N. tabacum (Дюбек 44/39) и N. tabacum (Дюбек 44/39) × N. glauca. Техника прививок была такова: срезанная верхушка с растения одного вида Nicotiana прививалась в расщеп на декапитированное растение другого вида. Место прививки забинтовывалось осторожно рафией или просто мягкими нитками. Трансплантация производилась обычно в вечерние часы. Растения сейчас же помещались в закрытое отделение парника, служившее влажной камерой. Стеклянная рама парника прикрывалась сверху соломенными матами. Первые 3—4 дня маты снимались только во время увлажнения камеры и растений; затем в утренние, вечерние и ночные часы. Когда же растения приживались, то их постепенно приучали к дневному свету, прежде чем перенести в вегетационный домик. В этих условиях приживаемость растений при трансплантации была почти 100%-ной. У подвоя обычно оставляли 2—3, а в случае Дюбека 4—5 листьев, у привоя самые верхние листочки. В дальнейшем трансплантированные растения пересаживались из вазонов в вегетационные сосуды и затем выращивались при обычных условиях увлажнения и удобрения на вагонетках вегетационного домика. Общий вид растений через месяц после трансплантации представлен на фиг. 3 и 4.



Фиг. 3. Растение N. glauca, трансплантированное на N. rustica (сорт Высокорослая зеленая), Прививка 16.V.1939 (фото 14.VI.1939)

Материалом для трансплантации в комбинации N. glauca × N. rustica послужили растения, выращенные зимой в теплице (посев в феврале).

Прививка была сделана 16.V.1939. Махорка Высокорослая зеленая находилась в момент трансплантации в фазе бутонизации. С подвоя и привоя 7.VII.1939 были срезаны листья для анализа на алкалоиды, в это время листья подвоя махорки были технически зрелые. На привое выросло довольно много листьев. Ближайшие к месту прививки 5—6 листьев были очень плотные, темнозеленой окраски. Восковой налет, свойственный листьям растений N. glauca, почти отсутствовал. Они приобретали некоторые элементы структуры и формы листа N. rustica. Листья следующих ярусов были слегка гофрированы по краям. Листья первых пяти ярусов над местом прививки были взяты в один образец для анализа, листья следующих пяти ярусов составляли второй образец.



Фиг. 4. Растение N. glauca, трансплантированное на N. tabacum (сорт Дюбек 44/39). Прививка 16.V.1939 (фото 14.VI.1939)

Вторая ломка листьев производилась 17.VIII.1939 в количестве 10 штук, соединенных в один образец. Результаты анализов этих листьев сведены в табл. 4.

Табл. 4 показывает большое влияние подвоя N. rustica на привой N. glauca. В листьях N. glauca было обнаружено большое количество никотина. При этом чем ближе находились листья привоя к месту срастания, тем содержание никотина в них было большим. Особенно резкое падение наблюдается при сопоставлении содержания никотина в первых пяти и в следующих пяти листьях.

Таблица 4

Количество никотина и анабазина в листьях подвоя и привоя, трансплантированных растений Nicotiana glauca × N. rustica (в процентах на абсолютно сухой вес)

№ растения	Дата трансплантации	Дата анализа	Название образца	В % на абс. сухой вес	
				никотин	анабазин
1	16.V	7.VII	N. rustica — подвой	2,54	
1	16.V	7.VII	N. glauca — привой (5 нижних листьев)	1,87	
1	16.V	7.VII	N. glauca — привой (5 средних листьев)	0,21	2,76
2	16.V	7.VII	N. rustica — подвой	1,60	0,67
2	16.V	7.VII	N. glauca — привой (5 нижних листьев)	2,10	0.58
2	16.V	7.VII	N. glauca — привой (5 средних листьев)	0,13	2,31
2	16.V	17.VIII	N. glauca — привой (2-я ломка — 10 листьев)	1,27	
3	16.V	7.VII	N. rustica — контроль не вершков. и не привитой	0,73	Нет
4	16.V	7.VII	N. glauca — контроль (5 нижних листьев, не привит.)	0,10	
4	16.V	7.VII	N. glauca — контроль (5 средних листьев, не привит.)	0,17	

Весьма интересно, что при вторичной ломке, после снятия десяти листьев привоя, в листьях следующих 10 ярусов через 40 дней было обнаружено весьма значительное количество никотина (определено 17.VIII — 1,27%).

Что касается влияния привоя N. glauca на подвой N. rustica, то в отношении морфологии листа не наблюдалось особых уклонений. Анализы же, произведенные примерно через 50 дней после прививки, обнаружили в листьях подвоя махорки (N. rustica) значительный процент анабазина (17.VII — 0,67%). Это свидетельствует о наличии взаимовлияния привоя на подвой, но в нашем опыте оно было значительно слабее, чем обратное влияние подвоя на привой.

Трансплантация N. tabacum Дюбек 44/39 производилась позднее — 13.VI 1939. В этом случае были взяты растения, выращенные из рассады основного опыта (посев 8.IV, посадка 14.V и 19.V). Через два месяца после прививки были взяты пробы листьев с привитых растений. Листья подвоя составляли всегда один образец. У привоев листья каждых пяти ярусов составляли отдельный образец. Каких-либо внешних изменений у привоя и подвоя в этих случаях не наблюдалось (фиг. 5, 6). Результаты анализов листьев с привоя и подвоя сведены в табл. 5.

Таблица 5

Содержание никотина и анабазина в листьях привитых компонентов у разных комбинаций между N. tabacum × N. glauca (в процентах на абсолютно сухой вес)

№ растения	Дата трансплантации	Дата анализа	Название образца	Никотин	Анабазин
1	16.V	9.VII	N. tabacum — подвой (5 нижних листьев)	1,33	1,56
1	16.V	9.VII	N. tabacum — подвой (5 средних листьев пасынка)	1,79	0,45
1	16.V	9.VII	N. glauca — привой	0,62	
2	16.V	9.VII	N. glauca — подвой	0,45	1,43
2	16.V	9.VII	N. tabacum — привой (5 нижних листьев)	0,06	
2	16.V	9.VII	N. tabacum — привой (5 средних листьев)	0,07	
3	13.VI	21.VIII	N. glauca — подвой	0,24	0,34
3	13.VI	21.VIII	N. tabacum — привой (нижние листья)	0,05	0,09
3	13.VI	21.VIII	N. tabacum — привой (средние листья)	0,09	0,34
4	13.VI	21.VIII	N. glauca — подвой	0,54	
4	13.VI	21.VIII	N. tabacum — привой (6 нижних листьев)	0,25	0,46
4	13.VI	21.VIII	N. tabacum — привой (6 средних листьев)	0,18	0.12
5	13.VI	21.IX	N. tabacum — подвой	4,36	0,66
5	13.VI	21.IX	N. glauca — привой (5 нижних листьев)	2,08	3,35
5	13.VI	21.IX	N. glauca — привой (5 средних листьев)	1,70	2,61
6	13.VI	21.VIII	N. tabacum — подвой	5,11	1.17
6	13.VI	21.VIII	N. glauca — привой (5 нижних листьев)	4,85	2,09
6	13.VI	21.VIII	N. glauca — привой (5 средних листьев)	3,85	2,83
6	13.VI	7.IX	N. glauca — привой (верхние листья)	2,36	2,25

(Продолжение)

№ растения	Дата трансплантации	Дата анализа	Название образца	Никотин	Анабазин
7	13.VI	17.VIII	N. tabacum — подвой	4,52	2,00
7	13.VI	21.VIII	N. glauca — привой (6 нижних листьев)	2,72	1,67
8	13.VI	17.VIII	N. tabacum — контроль	4,33	Нет

Из табл. 5 видно наличие значительного взаимовлияния подвоя и привоя при разных комбинациях; как правило, подвой в большинстве случаев сильнее проявляет свое воздействие на привой. В этом случае наблюдалась та же закономерность: листья, ближайшие к месту прививки, всегда содержали больше никотина, чем более удаленные. N. tabacum, привитой на N. glauca, всегда содержит очень незначительное количество никотина, зато в его листьях имеется анабазин. Интересно, что N. tabacum даже в качестве подвоя содержал анабазин, правда, в меньшем количестве. В этом случае имело место выраженное влияние привоя (N. glauca) на подвой.



Фиг. 5. Растения N. glauca, трансплантированные на N. tabacum. Прививка 13.VI. 1939 (фото 19.VIII.1939)



Фиг. 6. Трансплантированные растения. Слева N. glauca на N. tabacum; справа с изолятором N. tabacum на N. glauca. Прививка 13.VI. 1939 (фото 19.VIII.1939)

Контрольные растения, не привитые и выращенные в тех же условиях, содержали никотина примерно такое же количество, как и экземпляры подвоев N. tabacum. Следует отметить высокое содержание в нашем опыте никотина у N. tabacum как контрольных, так и привитых экземпляров. Вероятно, в данном случае сказалось выдерживание растений во влажной камере при ослабленном освещении. В таких условиях, как это установили наши предыдущие исследования, происходит значительное нарастание содержания никотина (Кузьменко и Тихвинская, 1935).

Из наших опытов видно, что в том случае, когда привоем служит анабазинная форма N. glauca, а подвоем никотинная N. rustica или N. tabacum, в листьях привоя N. glauca обнаруживается летучий алкалоид никотин. Одновременно величина суммы алкалоидов показывает, что в листьях подвоя N. rustica и N. tabacum содержится некоторое количество нелетучего алкалоида, свойственного природе N. glauca. Это взаимодействие привитых компонентов проявляется различно в зависимости от того, служила ли подвоем N. rustica или N. tabacum. В тех случаях, когда подвоем служила махорка, никотин обнаруживался главным образом в ближайших 5 листьях привоя N. glauca. Если же подвоем был Дюбек, то никотин обнаруживался до самых верхних листьев привоя N. glauca и притом в довольно значительных количествах. Воздействие подвоя N. tabacum на привой N. glauca в этом отношении сильнее, чем подвоя N. rustica.

Взаимовлияние подвоя и привоя наблюдается и в том случае, когда подвоем служит N. glauca, а привоем N. tabacum, хотя характер взаимодействия несколько отличается от первой комбинации. Здесь никотин обнаруживается уже у подвоя, где мы его находим в небольших количествах.

Наши данные определений никотина и в некоторых случаях суммы алкалоидов позволяют предполагать, что в трансплантированных растениях табаков происходит передвижение каких-то веществ как снизу вверх от подвоя к привою, так и сверху вниз от листьев привоя к листьям подвоя. Эти вещества могут быть двух типов. Возможно, что передвигаются из одного прививочного компонента в другой вещества, из которых строится молекула того или иного алкалоида. Можно также думать о передвижении каких-то веществ, влияющих на направленность синтеза алкалоидов (никотина и анабазина). Эти факты представляют большой интерес, но нуждаются в дальнейшем более детальном исследовании.

Заключение

Из данных, полученных в наших опытах в 1938—1939 гг., видно, что половые гибриды F_1 N. tabacum × N. glauca по вегетационному периоду ближе к N. tabacum, так как длина вегетационного периода гибрида значительно меньше, чем у N. glauca. В 1939 г. вегетационный период от всходов до начала цветения у N. tabacum равнялся 82 дням, у гибрида — 86 дням и у N. glauca — 125 дням.

По количеству в листьях азота общего, белкового и растворимых углеводов эти гибриды также приближаются к N. tabacum. Внешний габитус растений гибридов приближается к N. tabacum.

Таким образом можно было бы говорить определенно о доминировании типа N. tabacum над N. glauca. Однако в отношении алкалоидов наблюдается обратное положение, у гибрида F_1 N. tabacum × N. glauca преобладает в листьях нелетучий алкалоид — анабазин, совершенно отсутствующий у N. tabacum.

Последнее обстоятельство проще всего объяснить, как это делают некоторые генетики, существованием «особых генов, определяющих трансформацию никотина в анабазин». Однако в полном противоречии с таким допущением стоят факты, установленные нами на тех же растениях в опытах с трансплантацией, так как пришлось бы допустить перетекание генов из привоя в подвой и обратно. Последнее представляется совершенно невероятным, так как гены по представлениям генетиков находятся в хромосомах клеточного ядра.

Наконец, следует указать на большое влияние трансплантации на изменение природы растений. Обнаруженные в наших опытах крайне интересные факты взаимовлияния привоя и подвоя в известной части совпадают с результатами недавно опубликованных работ других авторов. Мы не сомневаемся в том, что трансплантация открывает привлекательные перспективы к изменению природы и химического состава табачных растений в желаемом направлении, соответственно с практическим использованием получаемого сырья.

Отдел химической физиологии
растений Института ботаники
Академии Наук УССР

Поступило
13.III.1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Бернардини Л., Безникотинный табак, «Иль Табакко», № 504 (реферат в журн. «Табак», № 6, 1939).
2. Базилевская Н. А., Селекция на химический состав, Теоретические основы селекции растений, том I, Сельхозгиз, стр. 1017—1043, 1939.
3. Дарвин Ч., Изменение животных и растений под влиянием одомашнивания, Полн. собр. соч., т. III, кн. 1, 2, Госиздат, 1928.
4. Евтушенко Г. А., Взаимное влияние подвоя и привоя у Nicotiana, Яровизация, 3, стр. 50—61, 1939.
5. Жуков Н. И., Наследование никотина у межвидовых гибридов Nicotiana rustica L. × × N. glauca Grah, Доклады АН СССР, XXII, № 3, 116—118, 1939.
6. Иванов Н. Н., Биохимические основы селекции растений. Теоретические основы селекции растений, т. I, Сельхозгиз, стр. 991—1016, 1935.
7. Костов Д. и Аксамитная И. А., Химические анализы F_1 гибридов и их амфидиплоидов, Доклады АН СССР, № 5, 1935.
8. Кренке Н. П., Хирургия растений, Изд. Новая деревня, М., 1928.
9. Кузьменко А. А., К физиологии никотинообразовательного процесса у табака. I. О взаимосвязи между динамикой накопления никотина и распадом хлорофилла в махорочном растении, Физиологические исследования над махорочн. растениями. Сборн. I, Киев, стр. 13—21, 1934.
10. Кузьменко А. А., До фізіології нікотиноутворення в тютюну. Про вплив деяких мінеральних іонів на назбирування нікотину в тютюнових рослинах. Вісті Академії Наук УРСР, № 4, стр. 153—164, 1936.
11. Кузьменко А. А. и Тихвинская В. Д., К физиологии никотинообразовательного процесса у табака. II. Влияние различной влажности почвы и напряженности света на динамику накопления никотина и лимонной кислоты в махорочном растении, Журн. Ботанічного інституту АН УРСР, № 13, Київ, стр. 85—115, 1935.
12. Любименко В. Н., Щеглова О. А. и Гортикова Н. Н., О физиологических основах наследования окраски пластид. Количество хлорофилла, ксантофилла, каротина и никотина у межвидовых гибридов рода Nicotiana. Известия научн. Института им. П. Ф. Лесгафта, том XX, вып. 2, стр. 2—36, 1937.
13. Мичурин И. В., Итоги шестидесятилетних работ, М., Сельхозгиз, 1938.
14. Нилов В. И., Химические изменения при скрещиваниях растений. Никитский ботанический сад им. В. М. Молотова за 125 лет деятельности, Изд. Всесоюзн. Акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина, стр. 171—191, 1939.
15. Терновский М. Ф., Хмура М. И. и Жуков Н. И., Наследование никотина и анабазина у межвидовых гибридов Nicotiana glauca. Доклады АН СССР, т. XVII, № 1—2, стр. 43—45, 1937.
16. Тихвинская В. Д., Некоторые данные о наследовании химического состава у гибридов между Nicotiana tabacum × N. glauca, Доклады АН СССР, т. XXIV, № 8, 791—793, 1939.
17. Хмура М. И., Алкалоид растения Nicotiana glauca, Журн. прикладной химии, т. XI, № 1, 105—109, 1938.
18. Шмук и Хмура М., Изменчивость алкалоидного комплекса у гибридов некоторых видов Nicotiana, Соцрастениеводство, серия А, № 15, 1935.
19. Шмук А. А., Химический состав алкалоидов при межвидовой гибридизации у растений рода Nicotiana, Известия АН СССР, № 6, 1937.
20. Bennet C. W., Correlation between movement of the curly top virus and translocation of food in tabacco and sugar beet, Journ. of Agricultural research, vol. 54, № 7, 479—502, 1937.
21. Linsbauer K. und Grafe V., Über die wechselseitige Beeinflussung von Nicotiana tabacum und N. affinis bei der Propfung, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 24, 366—371, 1906.
22. Meyer A. und Schmidt E., Die Wanderung der Alkaloide aus dem Pfropfreise in die Unterlage, Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., Bd. 25, H. 3, 1907.
23. Gorter A., Ueber die Nikotinbildung bei Nicotiana nach der Futterung mit Prolin. Repr. from Proccedings Kenikl. Akad. van Watensh. te Amsterdam, vol. XXXIX, I, 87—90, 1936.

A. A. KUZMENKO and V. D. TIKHVINSKAYA. INHERITANCE OF NICOTINE AND ANABASINE CONTENT BY NICOTIANA TABACUM × N. GLAUCA HYBRIDS AND INTERACTION OF STOCK AND SCION WHEN THESE SPECIES ARE GRAFTED

SUMMARY

In 1938 and 1939 the writers conducted in the Laboratory of the Chemical Physiology of Plants of the Institute of Botany of the Ukrainian Academy of Sciences (Kiev) an investigation of the alkaloids and other chemical substances in Nicotiana tabacum × N. glauca hybrids, as compared with their parental forms. In 1939 there was likewise carried on an analogous investigation of stock and scion in different graft combinations between these species and also between N. glauca and N. rustica. At various stages in the development of the plants analyses were made to determine the content of a number of constituents of the nitrogen and carbohydrate complex. The determinations were made by the following methods: total nitrogen content — Kjeldal's method; protein content — Barnstein's method; nicotine content — Bertran-Javille's method; total alkaloid content — Keller's method; anabasine content — Khmura's method; carbohydrate content-Schoorl's method.

Comparative analyses of leaves from corresponding nodes of the parental forms, hybrids, and graft components enabled us to establish a number of peculiarities in the inheritance of chemical composition and in the interaction of stock and scion.

The N. tabacum × N. glauca F_1 hybrids are, as regards the vegetative period, closer to N. tabacum. The vegetative period (from sprouting to beginning of flowering) in N. tabacum is 82 days, in the hybrids — 86 days, and in N. glauca — 125 days. In general habit, content of soluble carbohydrates, and content of nitrogen and protein nitrogen, the hybrid plants also resembled N. tabacum. As regards all these characters, it seemed that one might speak about the dominance of the type N. tabacum over N. glauca in the F_1 hybrids.

An entirely different regularity was disclosed by our two years of experiments as regards the inheritance of the alkaloid complex by the hybrid plants. In the latter there predominates the non-volatile alkaloid, anabasine, which is entirely lacking in N. tabacum.

It is very characteristic that, when N. tabacum is grafted on N. glauca, in the leaves of the scion (N. tabacum) there is always present a considerable amount of anabasine. Even when N. glauca is grafted on N. tabacum, there is also found in the N. tabacum stock a perceptible amount of anabasine.

Between the stock and scion there was found to exist quite a close interaction not only as regards the alkaloid complex but also as regards a considerable number of other characters. The application of grafting to tobacco plants opens up extensive possibilities for changing the nature of plants in accord with the practical requirements for plant raw material. The investigations of the writers along these lines are being continued.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

А. И. СМИРНОВ и С. И. КРАЙНЕВ

ВЛИЯНИЕ ЭТИЛЕНА НА КАРБОГИДРАЗНЫЙ СИНТЕЗ УГЛЕВОДОВ В РАСТЕНИЯХ

Представлено академиком **А. Н. Бахом**

Вопрос о влиянии этилена на ферментный синтез в растительных клетках возник у нас в связи с проводившимися работами по выяснению возможности применения этилена для ускорения технологического процесса томления табачных листьев [1, 5].

Не только для табачного производства, но и для ряда других безусловно важно знать, сводится ли влияние этилена на живые клетки лишь к ускорению в них ферментной деятельности или же меняется при этом самая направленность ферментных процессов.

В первом случае будем иметь выигрыш во времени получения конечного продукта, без каких-либо нарушений его конечного состава, а следовательно и качества. Во втором случае, при выигрыше во времени, будет нарушение конечного состава получаемого продукта, а следовательно и изменение качества его в ту или другую сторону.

Влияние этилена на растительные объекты изучалось и продолжает изучаться главным образом в связи с вопросом созревания плодов и овощей [2, 3, 4, 6, 7, 10, 11, 17, 18]. Можно считать установленным, что ускорение этиленом созревания плодов и овощей, а также, повидимому, и табачных листьев, связано с активированием в живых клетках ферментной системы. На выделенные ферменты и на автолитические смеси такого действия в большинстве случаев не обнаруживалось [3, 12].

Лишь в опытах Норда (1928), при сбраживании глюкозы и пировиноградной кислоты не только живыми дрожжами, но и дрожжевым соком, этилен повышал выделение CO_2 [13, 14].

Механизм активирования этиленом ферментов в живых клетках остается невыясненным. Норд считает, что этилен не активирует ферментов, а защищает их, предохраняя от разрушения активную поверхность их.

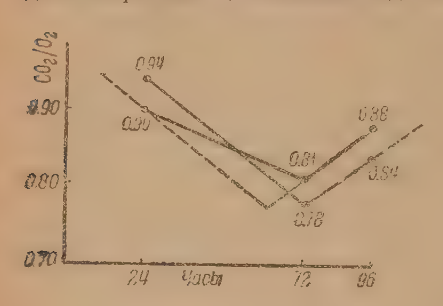
Отмечаемое большинством исследователей активирование ферментов этиленом лишь в живых клетках позволяет с достаточной уверенностью считать, что действие этого газа на ферментную систему не прямое, а через посредство живой, неповрежденной плазмы. Реакция плазмы на этилен проявляется обычно не только повышенной активностью ферментов, но и возрастанием энергии дыхания. Усиливается не только выделение CO_2, но и поглощение O_2, причем в большинстве случаев величина $\frac{CO_2}{O_2}$ сохраняется практически неизменной (1, 3). В опытах Асмаева были получены следующие величины дыхательного коэффициента при голодании табачных листьев и при развитии проростков риса:

Длительность опыта с табачными листьями, в часах	3	6	12
с этиленом (1 : 1 000)	0,99	0,98	1,00
без этилена	0,99	1,00	1,00

Длительность опыта с проростками риса, в часах	24	72	96
с этиленом (1 : 1 000)	0,90	0,81	0,88
без этилена	0,94	0,78	0,84

Поскольку развитие проростков риса под влиянием этилена шло гораздо быстрее [1], фазы изменения величины дыхательного коэффициента должны были наступать раньше, чем у контрольных [16]. Этим иобъясняются, по нашему мнению, те небольшие уклонения, которые обнаружены при определениях дыхательного коэффициента в один срок у проростков, подвергавшихся и не подвергавшихся действию этилена. Это поясняется графическим изображением изменения величины дыхательного коэффициента (фиг. 1).

Продолжая (пунктиром) каждую ветвь кривых дыхательного коэффициента до максимального и минимального уровня, наблюдавшихся в опытах, получаем два совершенно одинаковых хода изменения дыхательного коэффициента, лишь сдвинутых во времени, соответственно более быстрому развитию проростков под этиленом. Сохранение величины и хода изменения дыхательного коэффициента в этиленовой и в контрольной порциях является, по нашему мнению, одним из существенных показателей качественной неизменности обмена веществ, а следовательно и соотношений ферментного действия под влиянием этилена; конечно, при этом надо разуметь концентрации этилена, не переходящие за пределы начала глубокого наркоза.



Фиг. 1. Изменение величины дыхательного коэффициента у проростков риса. С этиленом — жирная линия; без этилена — тонкая линия. Пунктир — предполагаемый ход этиленовой кривой до 72 час. и контрольной кривой после 96 час.

Большинство прежних исследователей не стремилось к решению специальной задачи, выяснению влияния этилена на ферментные синтезы. Однако наблюдавшееся ускорение этиленом таких сложноурегулированных физиологических процессов, как прорастание семян [1, 5], клубней и луковиц [7], цветение (сирени и гладиолуса — 10), созревание плодов, невозможно представить лишь как результат одностороннего усиления ферментных гидролизов, без одновременного усиления ферментных синтезов.

В этих же прежних исследованиях имеются и прямые данные, указывающие на ускорение (ферментных) синтезов, хотя на них и не заострялось специального внимания.

В работах Гарвея отмечено, что при дозревании бананов происходит большее накопление масла в этиленовых порциях, чем в контрольных, а в томатах синтез ликопина идет быстрее под влиянием этилена. Тот же автор отмечает усиленное снижение содержания кислот в томатах и яблоках под влиянием этилена при повышенном образовании сложных эфиров [2]. Повышенное накопление под этиленом эфирного масла и аромата в плодах и листьях душистых растений наблюдалось В. М. Козловым [4].

В работе Роза (1928) имеются данные, указывающие на ускоренное превращение под влиянием этилена редуцирующих сахаров в сахарозу в дынях, снятых в слегка недоспелом состоянии. Дустман (1934) заметил, что при обработке хранящихся яблок этиленом может происходить некоторое образование крахмала. Повышение накопления сахарозы под влиянием этилена отмечалось в ряде случаев в работах Н. Н. Иванова и его сотрудников (1931). Прокошев и Бабичев обращают внимание на литературные данные, согласно которым накопление витаминов при дозревании плодов происходит в равной мере как в контрольных, так и в опытных порциях, ускоренно дозревающих под этиленом [7].

В работах 1934—1935 гг., проводившихся нами в связи с изучением влияния этилена на томление табачных листьев, были поставлены специальные опыты [5] по активированию этиленом не только гидролитической, но и синтетической деятельности ферментов в живых клетках. При этом отмечено накопление крахмала до 70%, сахарозы до 35% и мальтозной фракции сахаров до

108%. Активность соответствующих ферментов (амилаза и сахараза) в автолитических смесях также была повышена кратковременной обработкой этиленом.

В 1937 и 1938 гг. были опубликованы опыты Курсанова и Крюковой по влиянию наркотиков и в частности этилена на обратимое действие инвертазы в растениях. Здесь также имеется ряд фактов несомненного усиления ферментных синтезов сахарозы под влиянием этилена (концентрация 3 : 1000), причем в ряде случаев за один и тот же срок, при одной и той же концентрации этилена, происходило усиление как синтезов, так и гидролизов (опыты с апельсинами и мандаринами).

Экспериментальная часть

Задачей сообщаемых здесь опытов было не только дальнейшее развитие и подкрепление, пока еще небольшого количества весьма важных с практической стороны и имеющих несомненную теоретическую ценность, наблюдений над ускорением ферментных синтезов в живых клетках растений под влиянием этилена. Имелось в виду также проследить, с одной стороны, за изменением соотношения между сложными и простыми углеводами и между ходом превращения сложных углеводов в живой клетке и, с другой, изменением активности ферментного действия в автолитической смеси.

Опытным объектом служили листья табака средних ярусов (сорт Трапезонд 93), близкие к технической спелости, уже закончившие рост.

Для наблюдения за карбогидразным синтезом материал обогащался глюкозой двумя способами: путем свободного засасывания 8%-ного раствора глюкозы через срезы листьев и путем инфильтрации листьев 3%-ным раствором глюкозы.

Принесенные с поля листья погружались обрезанными черешками в воду и выдерживались на воде в течение трех суток при слабом комнатном освещении (вдали от окон). Этим достигалось выравнивание тургора и обеднение их запасными углеводами, чем создавался благоприятный фон для опытных синтезов за счет введенной глюкозы. После такой подготовки материал делился на группы по 50 листьев.

В каждой группе листовые пластинки делились пополам вырезанием из листа средней жилки.

Опыты со свободным засасыванием раствора глюкозы

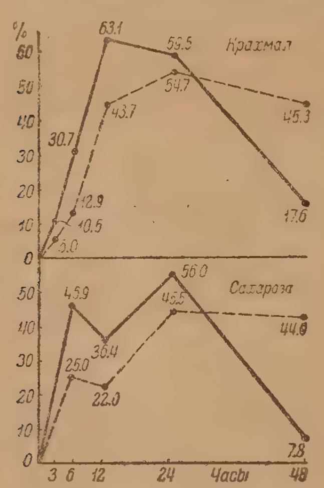
Одни половинки листовых пластинок непосредственно фиксировались быстрым засушиванием, измельчались и подвергались анализу как исходный материал. (Быстрое засушивание достигалось погружением живого материала на 15—25 сек. в насыщенный кипящий раствор NaCl, после чего он быстро споласкивался водой и высушивался развешенным на открытом воздухе в лаборатории.)

Другие, соответствующие им половинки ставились в 8%-ный раствор глюкозы, с погружением их в этот раствор срезами на 1—1,5 см. Одна порция материала на растворе глюкозы помещалась в темную камеру (объем 80 л), воздух которой содержал этилен (концентрация 1 : 1000), другая в такую же камеру с чистым воздухом. Температура камер поддерживалась при 30°.

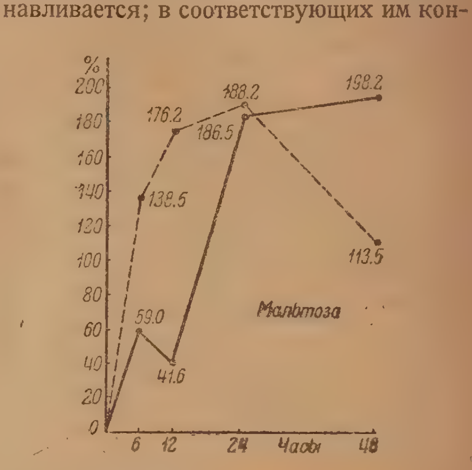
Для лучшего поступления раствора глюкозы в листовую ткань создавались условия для повышенной транспирации: воздух камер подсушивался насыщенным раствором $CaCl_2$. Скопление CO_2 в камерах исключалось раствором NaOH, помещавшимся в камеры в плоских чашках. Через 24 часа растворы глюкозы и атмосфера камер возобновлялись. Сроки экспозиции: 3, 6, 12, 24 и 48 час. После каждого срока материал обмывался водой и фиксировался высушиванием.

Действие карбогидраз учитывалось по изменению содержания крахмала, сахарозы и мальтозной фракции. Влияние этилена на ход этих изменений приведено в табл. 1 и на фиг. 2 и 3.

Поступление глюкозы в обедненные запасными углеводами листья сопровождается вполне отчетливым нарастанием не только сложных сахаров, но и крахмала. За первые 12—24 часа этот синтез заметно успешнее протекал в этиленовых порциях как по величине максимального прироста крахмала и сахарозы, так и по скорости. В ходе накопления каждой группы сложных углеводов за счет поступающей глюкозы обнаруживаются свои особенности. Синтез крахмала под влиянием этилена идет ускоренно за первые 12 час. К 24 час. синтез крахмала в этиленовых порциях приостанавливается; в соответствующих им кон-



Фиг. 2. Прирост крахмала и сахарозы. Сплошная линия — этиленовые порции. Пунктирная — контрольные порции



Фиг. 3. Прирост мальтозной фракции; обозначения, как в предыдущем

трольных порциях еще продолжается, хотя и замедленно, благодаря чему к этому сроку прирост крахмала в обеих порциях выравнивается. За вторые сутки наблюдается гидролиз крахмала в обеих порциях, причем опять ферментная активность сильнее в этиленовой порции.

Накопление сахарозы, как и крахмала, за первые сутки энергичнее в присутствии этилена. При этом к 12 час. в обоих случаях процент образованной сахарозы меньше, чем за предыдущий и последующий срок, особенно в этиленовой порции. На усиленный синтез крахмала в этот период используется не только поступающая извне глюкоза, но и некоторое количество ранее синтезированной сахарозы. Этилен обусловливает более заметное использование сахарозы. Еще больше используется в это время, под влиянием этилена, мальтозная фракция сахаров.

Накопление мальтозной фракции может быть обязано как процессам синтеза, так и процессам гидролиза.

Накопление и уменьшение ее содержания еще не является указанием направления действия ферментов. Лишь сопоставляя изменения в содержании мальтозной фракции с изменениями крахмала, возможно судить о направленности ферментного действия при изменениях этой фракции.

Начавшийся к концу первых суток распад крахмала в этиленовой порции сопровождается усилением синтеза сахарозы и резким накоплением мальтозной фракции. Если накопление сахарозы в это время можно рассматривать как синтез, то прирост мальтозной фракции может быть обязан непосредственно гидролизу крахмала. За вторые сутки шел распад как крахмала, так и сахарозы, причем особенно сильно в этиленовой порции. Продолжающееся в это время накопление в этиленовой порции мальтозной фракции является результатом гидролиза крахмала.

Таблица 1

Изменение содержания сложных углеводов в мг на 1 г абсолютно сухого вещества и в % на исходное содержание

Срок экспозиции, в часах	Этиленовые порции		Контрольные порции	
	в мг	в %	в мг	в %
	Крахмал:			
3	+ 5,4	+ 10,5	+ 3,61	+ 5,0
6	+17,88	+ 30,7	+ 7,45	+ 12,9
12	+32,26	+ 63,1	+23,32	+ 43,7
24	+27,08	+ 59,5	+27,97	+ 54,7
48	+ 9,24	+ 17,6	+23,52	+ 45,3
	Сахароза:			
6	+11,84	+ 46,9	+ 6,29	+ 25,0
12	+ 9,49	+ 36,4	+ 6,33	+ 22,0
24	+16,20	+ 56,0	+11,25	+ 45,5
48	+ 2,51	+ 7,8	+10,52	+ 44,0
	Мальтозная фракция:			
6	+ 4,01	+ 59,0	+ 8,31	+138,5
12	+ 8,28	+ 41,6	+29,26	+176,2
24	+ 7,94	+186,5	+23,34	+188,2
48	+24,10	+193,2	+21,47	+113,5

Снижение содержания крахмала и сахарозы за вторые сутки, особенно резкое в этиленовой порции, связано с понижением суммы углеводов (сахаров и крахмала), расходуемых на дыхание (табл. 2). Этилен, как уже говорилось, согласно целому ряду наблюдений [1, 3, 7, 8], усиливает дыхание.

Таблица 2

Прирост углеводов и отношение изменений содержания углеводных фракций в этиленовых и контрольных порциях

Время экспозиции в часах	Прирост суммы углеводов (сахаров и крахмала)				Отношение приростов содержания углевод. фракций в этил. и контрольн. порциях		
	этилен		контроль		крахмал	сахароза	мальтоз. фракция
	мг	%	мг	%			
3	—	—	—	—	2,1	—	—
6	41,32	32,80	26,93	21,70	2,38	1,88	0,43
12	59,35	46,40	61,30	48,10	1,42	1,64	0,24
24	58,85	50,30	72,22	59,97	1,09	1,22	0,99
48	45,34	34,67	61,72	47,50	0,39	0,18	1,70

Из хода прироста суммы углеводов в листовой ткани видно, что повышенный синтез в этиленовых порциях не может быть связан с усиленным накоплением углеводов. Если за первые 6 час. прирост углеводов преобладает в этиленовой порции, то к 12 час. он выравнивается и через сутки уже меньше, чем в контрольной порции. Накопление же крахмала усиливается этиленом до 12 час., а сахарозы до 24 час.

Отношение между сложными и простыми углеводами (табл. 3), при обогащении листьев глюкозой, сдвигалось, за немногими исключениями, в сторону не простых, а сложных углеводов, что указывает на энергичное использование поступавшей глюкозы на синтез и дыхание.

Таблица 3

Отношение сложных углеводов к простым за время экспозиции

Сроки экспозиции в часах	Этилен			Контроль		
	исходн.	опытн.	смещение за экспозиц.	исходн.	опытн.	смещение за экспозиц.
			Крахмал : монозы			
3	1,5	1,2	0,8	1,5	1,4	0,93
6	1,6	1,7	1,06	1,6	1,6	1,00
12	1,7	2,1	1,24	1,6	2,1	1,31
24	1,5	1,9	1,27	1,6	1,9	1,19
48	1,6	1,4	0,88	1,4	1,8	1,29
			Сахароза : монозы			
6	0,73	0,85	1,16	0,72	0,79	1,10
12	0,85	0,89	1,10	0,83	0,95	1,14
24	0,92	1,16	1,26	0,77	0,86	1,12
48	0,97	0,83	0,86	0,65	0,80	1,23
			Мальтоза : монозы			
6	0,19	0,25	1,32	0,17	0,36	2,12
12	0,65	0,70	1,08	0,32	0,82	2,56
24	0,31	0,71	2,30	0,39	0,86	2,20
48	0,37	0,85	2,30	0,47	0,85	1,80

Только за первые 3 часа и к концу вторых суток для крахмала и сахарозы имеется сдвиг в этиленовых порциях в сторону простых углеводов. Влияние этилена на этот сдвиг в большинстве случаев не имеет определенной выраженности для крахмала и сахарозы за первые сутки.

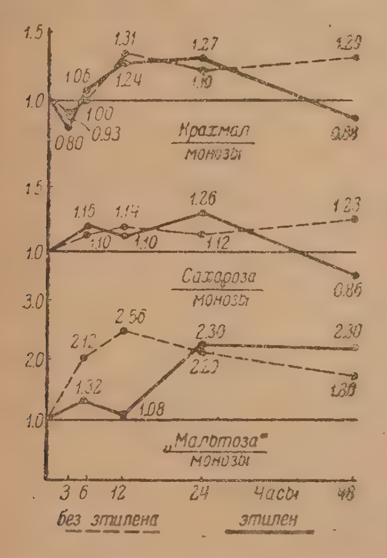
К концу вторых суток в связи с резким распадом в этиленовой порции крахмала и сахарозы сдвиг отношения этих полисахаридов к монозам направлен в сторону последних. Сдвиг отношения мальтозной фракции к монозам у этиленовой и контрольной порции отражает ход изменения этой фракции (табл. 3 и фиг. 4).

Опыты с инфильтрацией 3%-ного раствора люкозгы

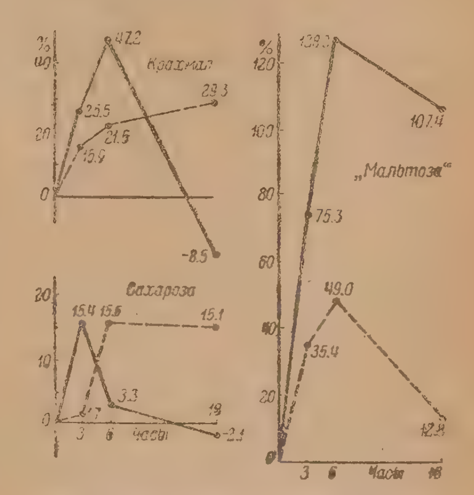
Разделенные на половинки листовые пластинки инфильтрировались, промывались водой с поверхности и доводились до первоначального веса для уда-

ления воды из межклетников, как обычно. В каждой группе листьев одни половинки сразу же фиксировались быстрым засушиванием в качестве исходного материала, другие половинки тех же листьев шли в опыт.

Опытные половинки помещались свободно развешенными на шнурах в две темные камеры, с температурой 32°. Одна из камер — с чистым воздухом, другая — с этиленом, в концентрации 1 : 1000. Влажность воздуха камер поддерживалась при 85—90% с целью исключения подсыхания материала за время опыта. Сроки экспозиции: 3, 6 и 18 час. По истечении каждого срока материал быстро фиксировался высушиванием. Прирост углеводов от инфильтрации раствора глюкозы составлял 42,3 мг на 1 г абсолютно сухого вещества и 45,8% от суммы углеводов (сахаров и крахмала). Изменение содержания крахмала, сахарозы и мальтозной фракции приведено в табл. 4 и на фиг. 5.



Фиг. 4. Смещение отношений сложных углеводов к простым за время экспозиции



Фиг. 5. Процентное изменение по срокам экспозиции крахмала, сахарозы и мальтозной фракции

Введение в листья глюкозы инфильтрацией также сопровождалось первое время в этиленовых порциях усиленным синтезом крахмала и сахарозы. В отличие от опытов с засасыванием раствора глюкозы, при инфильтрации—этилен вызывал повышенное накопление и мальтозной фракции. Другой особенностью в ходе изменения углеводов в этих опытах является еще более быстрый, чем в опытах с засасыванием (раствора глюкозы), переход в этиленовых порциях от синтезов сложных углеводов к гидролизам. Эти различия при инфильтрации и засасывании раствора глюкозы обязаны, повидимому, тому, что в первом случае материал поступал в опыт уже полностью обогащенный глюкозой, с резко повышенным в самом начале содержанием моноз (на 106%), что, как известно, должно сопровождаться усиленным дыханием, особенно в этиленовых порциях, приводя к быстрому падению содержания моноз.

Расход моноз в процентах от инфильтрированной глюкозы выражался величинами следующего порядка:

	3 час.	6 час.	18 час.
Этиленовая порция	50	75	—
Контрольная порция . . .	30	50	75

В опытах с засасыванием глюкоза поступала в листовую ткань постепенно, не повышая так резко, как при инфильтрации, содержания моноз (прирост от 20

Таблица 4

Изменение содержания сложных углеводов при инфильтрации глюкозы в мг на 1 г абсолютно сухого вещества и в % от исходного содержания

Сроки экспозиции, в часах	Этиленовые порции		Контрольные порции	
	в мг	в %	в мг	в %
	Крахмал:			
3	+ 5,17	+ 25,5	+2,41	+15,6
6	+ 8,83	+ 47,2	+4,49	+21,5
18	— 2,06	— 8,5	+6,08	+29,3
	Сахароза:			
3	+ 5,86	+ 15,4	+0,44	+ 1,7
6	+ 1,06	+ 3,3	+5,28	+15,6
18	— 0,62	— 2,1	+4,94	+15,1
	Мальтозная фракция:			
3	+ 4,40	+ 75,3	+4,94	+35,4
6	+27,39	+128,2	+3,35	+49,0
18	+16,08	+107,4	+7,51	+12,8

Таблица 5

Смещение отношения сложных углеводов к простым за время экспозиции инфильтрированных порций

Сроки экспозиции, в часах	Этилен			Контроль		
	исходн.	опытн.	смещение за экспозиц.	исходн.	опытн.	смещение за экспозиц.
	Крахмал : монозы					
3	0,24	0,41	1,71	0,23	0,33	1,43
6	0,29	0,83	2,86	0,26	0,41	1,57
18	0,30	0,39	1,30	0,32	0,62	1,94
	Сахароза : монозы					
3	0,45	0,70	1,56	0,38	0,49	1,29
6	0,50	0,98	1,96	0,42	0,63	1,50
18	0,36	0,52	1,44	0,51	0,88	1,73
	Мальтоза : монозы					
3	0,07	0,16	2,29	0,20	0,35	1,75
6	0,34	1,47	4,32	0,08	0,16	2,0
18	0,18	0,56	3,11	0,43	0,72	1,67

до 30%), которые благодаря этому слабее расходовались в процессе дыхания. Более сильный расход простых углеводов в процессе повышенного дыхания

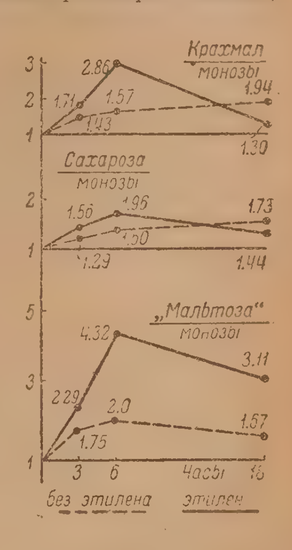
этиленовых порций на ряду с более ранним достижением равновесного состояния под влиянием синтеза является, по нашему мнению, основной причиной более быстрого перехода у них от преобладания синтезов к преобладанию гидролизов. Другой причиной можно предполагать постепенное накопление в листовой ткани этилена, до концентраций, при которых начинает проявляться стадия наркоза, сопровождающаяся подавлением синтезов.

Поскольку, однако, при инфильтрации раствора глюкозы смена синтезов на гидролизы совершалась быстрее, чем при засасывании раствора глюкозы, при той же концентрации этилена, мы считаем основной причиной этой смены обеднение материала простыми углеводами.

Обращаясь к отношению между сложными углеводами и простыми и к величинам смещения этих отношений за время экспозиции, можно отметить, что в опытах с инфильтрацией величины этих отношений были меньшими, а размер смещений повышенным, по сравнению с соответствующими данными в опытах с засасыванием раствора глюкозы (табл. 5 и рис. 6).

Направление смещений происходило исключительно в сторону сложных углеводов, причем в этиленовых порциях для крахмала и сахарозы это смещение было больше, чем в контрольных порциях, в ранние сроки экспозиции и меньше в последний срок, что вполне соответствует ходу синтеза этих сложных углеводов.

Различия в величинах соотношения между углеводами и размером смещения этих величин в опытах с засасыванием и инфильтрацией находятся в связи с различным характером исходного материала. В опытах с засасыванием исходный материал был с естественным соотношением углеводов, во втором — с резко измененным в сторону увеличения простых углеводов.



Фиг. 6. Смещение отношений сложных углеводов к простым за время экспозиции

Общее увеличение суммы углеводов при инфильтрации на 1 г сухого вещества составляло 42,3 мг, из которых 40,72 мг приходилось на увеличение моноз.

Усиление в этиленовых порциях синтеза сложных углеводов при коротких сроках экспозиции и гидролиза — при длительных сроках указывает на активирование этиленом ферментного катализа в обоих направлениях. Это наблюдалось раньше также А. П. Щербаковым [8], изучавшим влияние этилена (той же концентрации) на синтез и гидролиз сахарозы в листьях табака, путем инфильтрации их в одних случаях глюкозой, в других сахарозой.

Таблица 6

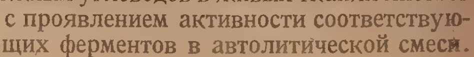
Влияние этилена на синтез и гидролиз сахарозы в листьях табака

(по данным А. П. Щербакова)

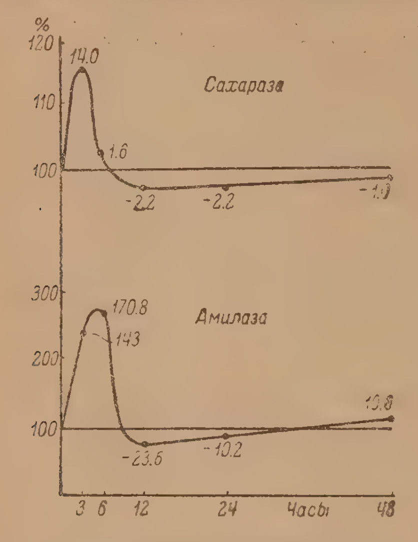
Время экспозиции, в часах	% синтезир. сахарозы от введенной глюкозы		% гидролизованной сахарозы от введенного количества ее		Изменение от этилена, в %	
	этилен	контроль	этилен	контроль	синтез	гидролиз
1,5	7,3	2,6	—	—	180,8	—
3,0	6,2	5,0	25,6	18,8	24,0	36,2
6,0	—	—	14,2	8,7	—	63,2

Как в опытах с засасыванием, так и в опытах с инфильтрацией раствора глюкозы, расхождение кривых изменения в содержании сложных углеводов у этиленовых и контрольных порций может рассматриваться как результат более раннего наступления и более быстрого прохождения под влиянием этилена сменяющих друг друга фаз обмена веществ, характеризующихся преобладанием синтезов или гидролизов, подобно тому как это было представлено на примере изменения дыхательного коэффициента у проростков риса (рис. 1).

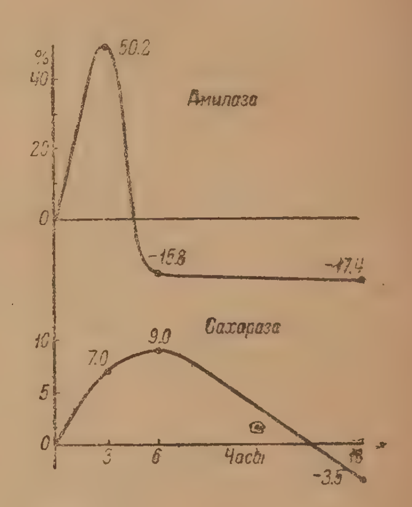
Представлялось интересным, наконец, сопоставить полученные результаты по влиянию этилена на ход изменения сложных углеводов в живых тканях листьев



с проявлением активности соответствующих ферментов в автолитической смеси.



Фиг. 7. Изменение активности амилазы и сахаразы в автолитич. смесях этиленовых порций по сравнению с контрольными, из опытов с засасыванием 8%-ного раствора глюкозы



Фиг. 8. То же, что и на предыдущей фигуре, но из опытов с инфильтрацией

Хотя в литературе имеется целый ряд указаний, что действие этилена на живые растительные ткани обычно сопровождается повышенной активностью ферментов in vitro, однако остается неизвестным, как отражается изменение этой активности во времени и в зависимости от ускорения этиленом синтезов и гидролизов.

Выяснение последней зависимости особенно нас интересовало, поскольку мы имеем, с одной стороны, представления, развиваемые проф. Опариным о свободно растворимом и адсорбированном состоянии ферментов в живых клетках, из которых первое обусловливает гидролизы, второе синтезы, — с другой стороны, как отмечается Баманом и Зальцер (1938), ферменты в живых клетках, как правило, адсорбированы на структурных образованиях клеток или связаны с протоплазмой.

В свободном же состоянии они могут существовать лишь очень ограниченное время, так как силы сцепления быстро их закрепляют на поверхностях клеточных образований. Извлечение ферментов из живых клеток не является указанием на растворимое состояние их в живой ткани и обязано разрушению клеточных структур, на которых они были лабильно адсорбированы.

Проведенные нами опыты [1] показали (фиг. 7 и 8), что при автолизе этиоли-

[1] Материал фиксировался после каждого срока экспозиции путем убивания парами хлороформа с последующим быстрым высушиванием при комнатной температуре. Длительность автолиза 24 часа при 35°, при работе амилазы pH = 5,8, при работе сахаразы pH = 4,9. Буфер — во всех случаях фосфатная смесь. Добавляемые субстраты, крахмал и сахароза, давались в концентрации 1%. Листовая масса — 0,1 г абсолютно сухого вещества.

рованных порций листового материала активность как амилазы, так и сахаразы, при действии на добавляемые субстраты, заметно повышена в начале (до 6 час.), по сравнению с соответствующими величинами контрольных порций, особенно для амилазы. В дальнейшем происходит быстрое спадение активности, приводящее к выравниванию с контролем или даже к снижению против контроля. Это не находится в какой-либо связи с усилением этиленом синтеза в первое время и с переходом от синтезов к гидролизам в дальнейшем. Совершенно такой же характер явления наблюдался в прежних работах нашей лаборатории при изучении влияния этилена на дыхание и распад сложных углеводов в голодающих листьях табака и в проростках пшеницы и риса.

Таким образом из прежних и настоящих данных мы считаем возможным заключить, что обработка этиленом живой растительной ткани усиливает проявление в автолитической смеси активности ферментов, главным образом, после первых 6 час. воздействия и уменьшает или не изменяет эту активность при более длительных сроках. Особенно интересно то, что характер явления сохраняется одинаковым независимо от того, происходило ли усиление этиленом внутриклеточного синтеза или гидролиза.

Заключение

Синтез живой растительной тканью сложных углеводов из глюкозы, введенной извне, усиливается под влиянием этилена (1 : 1000).

Длительность синтетических процессов в этиленовых порциях меньшая, чем в контрольных, что может быть обязано нескольким причинам: более быстрому достижению нормального для данного состояния клетки соотношения между сложными и простыми углеводами и более энергичному расходованию простых углеводов на дыхание. Не исключается также возможность связи более раннего прекращения синтеза в этиленовых порциях с постепенным нарастанием в клетках концентрации этилена до предела, за которым может нарушаться строение плазменных образований, координирующих проявление ферментной деятельности.

Гидролизы, сменяющие синтезы, также сильнее проходят в этиленовых порциях, что может быть связано с повышенной тратой углеводов в процессе дыхания.

Поскольку гидролизы и синтезы в живых клетках катализируются ферментами, можно принять, что этилен в подходящей концентрации (различной, повидимому, для разных объектов) усиливает как синтезирующую, так и гидролизующую деятельность ферментов.

Активность амилазы и сахаразы в автолитических смесях из этиленовых порций повышена в материале первых сроков экспозиции и снижена или выравнена с контролем в материале более длительной экспозиции. Поскольку этилен может ускорять в живых клетках не только гидролизы, но и синтезы, ускорение этиленом биохимических процессов может, повидимому, протекать (при определенных концентрациях) без нарушения внутриклеточной координации процессов, соответствующей данному состоянию объекта.

Институт биохимии Академии Наук СССР
и Краснодарский сельскохозяйственный институт

Поступило
13.V.1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Асмаев П. Г., Тр. Краснодар. с.-х. ин-та, вып. VI, 1937, стр. 49.
2. Гарвей, Тр. по прикладн. бот., 18, вып. I, 179, 1927—1928.
3. Иванов, Прокошев и Габуния, Труды по прикл. бот., 25, вып. 21, 223, 1930—1931.
4. Козлов В. М., Субтропики, № 1—2, 1929; Влияние этилена на дозревание плодов, Краснодар, 1932.
5. Крайнев С. И., Тр. Краснодар. с.-х. ин-та, вып. VI, 1937, 101.
6. Курсанов и Крюкова, Биохимия, II, вып. 5, 720, 1937; III, вып. 2, 202, 1938.
7. Прокошев и Бабичев, Тр. по прикладн. ботан., сер. 3, № 5, 121, 1934.
8. Щербаков А. П., Извест. АН, вып. VI, 1939.
9. Bamann u. Salzer, Ergeb. d. Enzymforsch., 28, 1938.
10. Denny F. E., J. Soc. Chem. Ind., 47, 239, 1928.
11. Dustman R. B., Plant. Physiol., 9, 637, 1934.
12. Englis and Zannis, J. Amer. Chem. Soc., 52, 797, 1930.
13. Nord F., Ergeb. d. Enzymforsch., I, 77, 1932.
14. Nord and Frank, J. Biol. Chem., 79, 27, 1928.
15. Oparin A. I., Enzymologia, IV, 13, 1937.
16. Quetel R., Rev. gen. de bot., 51, № 606, 354, 1939.
17. Rosa J. T., Hilgardia, 3, 421, 1928.
18. Vacha and Harvey, Plant Physiol., 2, 187, 1927.

A. I. SMIRNOV and S. I. KRAINEV. INFLUENCE OF ETHYLEN ON THE CARBOHYDRASE SYNTHESIS OF CARBOHYDRATES

SUMMARY

A synthesis by a plant tissue of complex carbohydrates from glucose is intensified under the influence of ethylen (1 : 1000).

The duration of synthetic processes in ethylen portions is less than in the control ones. This may be due to different causes, namely, to a more rapid establishment of the equilibrium between complex and simple carbohydrates, which is normal for a given state of the cell, or to a more intense consumption of simple carbohydrates in the process of respiration. The possibility is also not excluded of the dependence of an early ceasing of the synthetic processes in the ethylen portions upon a gradual increase in the cells of the concentration of ethylen, this concentration reaching a limit beyond which the structure of plasmatic elements coordinating the processes of ferment action gets destroyed.

The processes of hydrolysis replacing those of synthesis are going in the ethylen portions also more intensively, this being possibly due to an increased consumption of carbohydrates in the process of respiration.

As the processes of hydrolysis and of synthesis in living cells are catalized by ferments, we can assume that ethylen, when present in an appropriate concentration (presumably different for different plants), intensifies both the synthetic and the hydrolytic activity of ferments.

The activity of amylase and of saccharase in the autolytic mixtures from the ethylen portions is increased in the material derived from the short expositions and decreased in that, derived from the more prolonged ones. Ethylen having the property of accelerating the processes not only of hydrolysis but also of synthesis in living cells, the acceleration of biochemical processes under its influence may evidently take place (at definite concentrations) without any disturbance of the intracellular coordination of processes, corresponding to the given state of the object.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

А. А. ПРОКОФЬЕВ

БИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ КАУЧУКА

Представлено академиком **А. Н. Бахом**

Биологическая роль углеводородов терпенового ряда, в том числе и каучука, до настоящего времени не выяснена. Специфичность терпенов, заключающаяся в их абсолютной гидрофобности и отсутствии свободной или связанной гидроксильной группы, ставит их в особое положение среди других растительных продуктов.

Общий принцип строения терпенов (из изопреновых остатков) и сходство их химических свойств заставляют предполагать, что все вещества этой группы выполняют в растении одинаковую роль.

Многочисленными исследователями этого вопроса высказано много различных гипотез о биологической роли веществ терпенового ряда.

Эти многочисленные гипотезы можно разбить на следующие категории.

а) Терпены как защитное средство

Авторы, выдвигающие эту гипотезу, указывают на ряд отдельных фактов выполнения терпенами защитных функций. Однако значительно большее количество наблюдений говорят о несостоятельности этой гипотезы [Мемлер (Memmler), 1930, Прокофьев, 1939].

б) Терпены как запасное вещество

Отдельные исследователи рассматривают терпены как запасные питательные продукты, расходуемые в процессе дальнейшей жизнедеятельности растений.

Так, например, Шарабо [1] предполагает, что эфирные масла могут частично потребляться в период плодоношения. По отношению к каучуку подобного взгляда придерживается Спенс (Spence, 1909). По мнению Спенса, накопленный растением каучук может, под действием ферментов, перейти в усвояемые вещества. О том, что в природе существуют ферменты, разлагающие каучук, свидетельствуют работы Спенса и Ван-Ниля (Spence and van-Niel, 1936); Спенса [Spence, 1935], Де-Фриза [De-Vries, 1928]; Калиненко [1938] и др., в которых авторам удалось показать значительное разрушение каучука ферментами актиномицетов, развивающихся на каучуке. Однако неизвестно, обладают ли каучуконосы подобным ферментативным аппаратом.

Спенс считает, что в период усиленных ростовых процессов или голодания гваюлы каучук в этом растении способен мобилизоваться. В подтверждение этого положения Спенс и Мак-Каллум (Spence and MacCallum, 1935) приводят следующие данные: 100 выкопанных растений гваюлы делились на 2 партии. Одна из них анализировалась, другая сажалась в гряды с плодородной и влажной землей. Через 3 месяца высаженные растения анализировались. Оказалось, что

---

[1] Цитирую по Демьянову Н. Я., Нилову В. И., Вильямсу В. В., Эфирные масла, их состав и анализ, 1933 г.

опытные растения потеряли за 3 месяца около 10% всего количества каучука. Увеличение растения на 19 г вызвало уменьшение каучука на 0,25 г.

Другие опыты авторов, поставленные на промытом песке (минеральное голодание), дали аналогичные результаты.

Таблица 1

Расходование каучука в процессе минерального голодания гваюлы (по Спенсу и Мак-Каллуму)

Характеристика материала		Общий сухой вес 1 растения, в г		Содержание каучука, в г на 1 растение	
Контроль (анализируемый вначале)		51,2		8,80	
По прошествии 65 дней	исходные ветки и корни	37,9	54,0	6,30	6,31
	вновь выросшие (исключая листья и цветоносы)	16,1		0,01	

«В этом случае 28% каучука исчезло из растения за период в 2 месяца. Этот факт может быть с трудом истолкован, если исключить предположение, что каучук представляет из себя питательное вещество, используемое растением в процессе нового роста», — так толкуют авторы данные, представленные в табл. 1.

Попробуем, однако, несколько подробнее разобраться в результатах опыта. Растения росли в условиях минерального голодания (на промытом песке) 65 дней, в результате чего прибавилось 2,8 г сухого вещества по сравнению с контролем, причем эти 2,8 г получились в результате нарастания 16,1 г новых, почти лишенных каучука, органов, и потери 13,3 г старых органов, содержащих каучук. В табл. 1 не приведены цифры относительного содержания каучука в контрольных и опытных растениях, однако их можно вычислить, исходя из данных таблицы. В результате вычисления получается: растения контроля имеют 17,2% каучука, старые части опытных растений после опыта — 16,6% каучука.

Эти цифры показывают, что если бы не катастрофическое, совершенно непонятное уменьшение веса старых осевых органов в «процессе роста» (на 26% ?), вывод был бы совершенно иным. К сожалению, из статьи Спенса и Мак-Каллума не видно, насколько выравненный материал был в распоряжении авторов.

Отсутствие такого выравнивания материала перед постановкой опыта чревато возможностью серьезных ошибок.

Другие данные авторов также дают основание сомневаться в правильности их выводов. Так, например, содержание каучука в контрольных растениях ряда опытов показывает, что даже в период усиленного роста количество каучука в растениях не уменьшается. Например, абсолютное содержание каучука в граммах на 1 растение гваюлы было (опыты Спенса и Мак-Каллума): май — 70,0; июнь — 69,6; август — 70,7; сентябрь — 81,1; октябрь — 92,5. В другом опыте: май — 54,3; июнь — 53,1; июль — 56,4; август — 61,1 и т. д.

Незначительное уменьшение количества каучука в июне (0,6—2,1% от общего количества каучука в растении) лежит в пределах погрешности опыта.

Богатый фактический материал по накоплению каучука в гваюле, полученный Кузьминым (1937), показывает, что даже в период наиболее буйного роста гваюлы количество каучука не уменьшается, а увеличивается. Это иллюстрируют следующие данные (табл. 2).

Как видно из табл. 2, во всех вариантах опыта наблюдалось неуклонное увеличение абсолютного содержания каучука по мере роста и развития растений гваюлы.

Подобная закономерность наблюдалась и в других опытах Кузьмина.

Таблица 2

Прирост сухой массы и каучука у гваюлы в различные периоды вегетации в зависимости от густоты стояния растений (С. П. Кузьмин)

Сроки уборки	Состояние растения	Густота стояния на гектар					
		55 тыс.		99 тыс.		180 тыс.	
		вес 1 раст., в г	абсол. содерж. каучука, в г на 1 раст.	вес 1 раст., в г	абсол. содерж. каучука, в г на 1 раст.	вес 1 раст., в г	абсол. содерж. каучука, в г на 1 раст.
5.VI	Цветение	35,4	0,743	28,4	0,600	24,2	0,553
5.VII	Цветение и начало созревания семян . . .	63,4	1,250	45,9	0,917	40,4	0,891
5.VIII	Цветение и массовое созревание семян . . .	80,0	1,753	66,2	1,489	57,0	1,226
4.IX	Выброс единичных цветоносов	98,0	2,841	78,7	2,270	66,0	2,167
5.X	Вторая слабая волна цветения	104,0	3,631	83,9	3,024	62,2	2,204

Однако, поскольку в указанных исследованиях Кузьмина отсутствовали важные моменты в жизни растения — выход из покоя и возобновление вегетации после зимовки, нами был поставлен специальный опыт, задачей которого являлось проследить динамику накопления каучука, смолы и эфирного масла у гваюлы в указанные периоды жизни растения (Прокофьев, 1938).

Таблица 3

Динамика накопления каучука, смолы и эфирного масла осевыми органами гваюлы (разновидность латифолиум 3—4-го года вегетации)

Фаза вегетации и время взятия пробы	Стебли и ветки				Корни			
	абс. сух. вес органа 1 раст., в г	Абсолютное содержание в 1 раст., в г			абс. сух. вес органа 1 раст., в г	абсолютное содержание в 1 раст., в г		
		каучука	эфирного масла	смолы		каучука	эфирного масла	смолы
Начало бутонизации 22.V.1937 . . .	7,27	0,30	0,11	0,84	4,77	0,12	0,04	0,59
Цветение и плодоношен. 3.VII.1937 .	22,50	0,52	0,26	1,57	7,45	0,14	0,04	0,64
Уход в покой 5.IX.1937	39,62	2,02	0,31	2,45	11 53	0,36	0,06	1,48
Уход в зимовку 25.I.1938	50,52	3,33	0,43	5,05	11,92	0,43	0,08	1,08
Бутонизация и раннее цветение 25.V.1938	50,61	3,49	0,43	4,35	14,37	0,56	0,13	1,45

Как видно из табл. 3, даже в период возобновления активной вегетации (после покоя или зимовки) количество каучука не уменьшается, что противоречит представлениям Спенса о расходовании каучука в период усиленных ростовых процессов.

Следует также остановиться на опыте, проведенном Вельтищевой (1935). Указанный автор подвергал анализу черенки гваюлы в разные моменты их укоренения и пришел к выводу, что количество каучука не только не уменьшается, но даже несколько увеличивается по сравнению с контролем.

Таблица 4

Изменение относительного содержания каучука и смолы в черенках гваюлы в процессе их укоренения (Л. Я. Вельтищева)

Материал	Двухлетние ветки 1-го порядка		Двухлетние ветки 2-го порядка		Однолетние ветки 1-го порядка	
	каучук	смола	каучук	смола	каучук	смола
Контроль (ветки в момент посадки)	4,97	7,58	2,81	6,46	0,65	5,62
Через 20 дней после посадки	5,70	6,97	3,51	6,16	0,80	5,83
Через 40 дней после посадки	6,22	6,97	4,02	5,05	0,97	5,80

К сожалению, автор не учитывал абсолютного количества каучука в контрольных и опытных растениях, чем в значительной степени снижена ценность опыта. Однако наши наблюдения дают нам основание утверждать, что уменьшение сухой массы в указанном опыте едва ли могло превышать 10—15%. Таким образом наблюдающееся в опыте Вельтищевой увеличение процента каучука на 15—75% с несомненностью свидетельствует о том, что при голодании и росте черенков гваюлы также не происходит расходования каучука.

К сожалению, как Спенс, так и другие исследователи, полагающие, что каучук служит источником углеродного питания каучуконосных растений, не учитывали изменения углеводов, роль которых в процессе обмена веществ в растении хорошо известна. Между тем такое сопоставление поведения каучука и углеводов весьма интересна и безусловно показательна.

При изучении изменения различных веществ в процессе медленной сушки сырья гваюлы, нами (Прокофьев, 1938) была установлена резкая разница в поведении каучука и углеводов.

Микрохимические исследования высыхающих растений (Мошкина, 1938) показали, что отмирание протоплазмы клеток побегов и листьев наступает на 9—10-й день. Отмечено также исчезновение из тканей крахмала и уменьшение количества редуцирующих сахаров.

Данные химического анализа представлены в табл. 5.

Как видно из табл. 5 абсолютное количество каучука не изменилось в процессе медленного умирания растений, в то время как сахара уменьшились в осевых органах на 55% и в листьях на 66%.

К сожалению, количественного определения крахмала не было произведено, но микроскопические наблюдения, отметившие полное исчезновение крахмала после 9 дней лежки, говорят о том, что при отмирании тканей происходит сильное расходование всех пластических углеводов.

Таким образом и этот опыт свидетельствует о несостоятельности предположений Спенса и других исследователей, приписывающих каучуку роль запасного вещества.

Наконец, прямой опыт по углеродному голоданию гваюлы, проведенный нами на Маргушеванской научно-исследовательской станции в 1938 г., показал, что и в этом случае каучук не вовлекается в обмен веществ.

Углеродное голодание гваюлы осуществлялось затемнением кустов шалашом в течение 35 дней. Подопытным материалом служили 4-летние растения сорта

Таблица 5

Изменение сухой массы, каучука, эфирного масла, смолы, и сахаров в процессе медленного подсыхания растений гваюлы (разновидность Азербайджанка, четырехлетн. растения)

Характеристика материала	Влажность материала в %	Абсол. сухой вес на 1 растение, в г	Каучук		Эфирн. масла		Смола		Сумма сахаров	
			%	абсол. содерж. на 1 растение, в г	%	абсол. содерж. на 1 растение, в г	%	абсол. содерж. на 1 растение, в г	%	абсол. содерж. на 1 растение, в г
Осевые органы										
Контроль в момент постановки опыта . . .	35,19	117,54	5,8	6,82	0,97	1,13	9,4	11,05	1,02	1,20
Через 9 дней лежки . . .	24,92	116,06	5,9	6,85	0,75	0,87	9,01	10,45	0,47	0,54
Листья										
Контроль (в момент постановки опыта) . . .	66,18	28,94	0,5	0,15	1,53	0,43	10,8	3,10	3,54	1,03
Через 9 дней лежки . . .	30,79	21,31	0,7	0,15	1,56	0,33	9,4	2,03	1,66	0,35

Азербайджанка, отличающиеся выравненностью морфологических и анатомических признаков. В каждую пробу бралось 100 растений для химического анализа и 10 для микроскопических исследований.

Анатомо-микроскопические исследования, проведенные Мошкиной (1938), показали следующее.

Следы угнетения растения становятся заметными уже на 6-й день опыта. На молодых ветвях листья несколько поникли. Окраска листьев, особенно молодых, стала тусклой. Крахмал исчез из листьев всех ярусов. На 9-й день затемнения угнетение растений проявляется еще резче. Окраска всего листа изменилась, стала тусклосерой.

Расположенные обычно на наружной поверхности стенок хлоропласты ушли внутрь. В листьях нижнего и среднего ярусов протоплазма сжалась в комочки, хлоропласты погрузились в сгустки плазмы и бальзама.

Применением раствора нейтральрот Руланда удалось установить, что только часть клеток листа, окрашивающаяся в оранжевый цвет, является живой. Грязно-вишневая окраска большинства клеток свидетельствует об отмирании их протоплазмы.

Сахар медленно убывает. На 9-й день голодания сахар в клетках листьев сохранился в небольших количествах.

После месячного затемнения растения имели сухие нижние листья, остальные листья были дряблые. Верхушечные части однолетних побегов отмирали. На стволе появились этиолированные побеги с своеобразной формой листьев. Клетки этиолированных листьев и побегов содержат ничтожные, но все же вполне ощутимые количества каучука[1].

[1] Наличие каучука устанавливалось методом бромирования (Прокофьев, 1930). Образование каучука в этиолированных листьях подчеркивает отсутствие непосредственной связи между фотосинтезом и образованием каучука.

При голодании крахмал быстро исчезает также и из осевых органов. Полная мобилизация крахмала наступает через 18 дней после затемнения. Почти полное исчезновение сахара наступает в корнях к концу опыта. Микроскопические наблюдения не обнаруживают уменьшения каучука. Молодые побеги представляют особенно удобный объект для решения вопроса о расходовании каучука вследствие малого содержания в них последнего. Однако и здесь не было обнаружено исчезновения каучука после больше чем месячного голодания растений.

Результаты химического анализа показаны в табл. 6.

Таблица 6

Изменение химического состава осевых органов гваюлы при углеродном голодании (материал — 4-летние растения сорта Азербайджанка)

Характеристика материала	Абсол. сухой вес органов 1 раст., в г	Относительное и абсолютное содержание, в г							
		каучука		эфирного масла		смолы		сахара	
		%	абсол. содержание в 1 раст.	%	абсол. содержание в 1 раст.	%	абсол. содержание в 1 раст.	%	абсол. содержание в 1 раст.
Контроль в момент постановки опыта 14.V.1938	117,54	5,8	6,82	0,97	1,13	9,4	11,05	1,02	1,20
После 35-дневного затемнения 19.VI.1938	104,43	6,4	6,79	0,38	0,390	10,3	10,76	0,14	0,15

Как видно из табл. 6, голодание растений в течение 35 дней не вызвало уменьшения каучука. Количество же углеводов резко уменьшилось. Полное исчезновение крахмала и 85% сахаров ясно указывает на то, какие вещества являются источником углеродного питания растений.

Совокупность рассмотренных материалов приводит нас к выводу, что каучук гваюлы не играет роли пластического вещества и не может рассматриваться как запасный продукт.

Среди каучуконосных растений гваюла занимает особое место вследствие того, что образование и накопление каучука происходит у ней в паренхимных тканях осевых органов, что отличает это растение от других каучуконосов, накапливающих каучук или в млечных трубках корня или в ассимилирующих клетках.

Поэтому необходимо рассмотреть также поведение каучука и в других типах каучуконосных растений.

Как уже было нами указано ранее (Прокофьев, 1932, 1939; Прокофьев и Оболенская, 1936; Оболенская, 1940), ассимилирующие ткани ряда растений способны накапливать каучук.

Каучук в ассимилирующих клетках находится в виде месекретной капли вместе с другими веществами, повидимому, смолистого характера.

У всех каучуконосов, содержащих каучук в ассимилирующих органах, существует совершенно ясная закономерность. По мере роста и развития растения количество каучука неуклонно возрастает до момента отмирания органа (Прокофьев, 1932). Сказанное иллюстрируется табл. 7.

Какого-либо сезонного или суточного уменьшения каучука, уменьшения столь характерного для запасных веществ, не было установлено. Подвергая

Таблица 7

Рост месекретных капель и накопление каучука в листьях ваточника

Фаза вегетации и время взятия пробы	Объем месекретных капель, в $\mu\mu^3$		Относительное содержание в % на абсол. сухие листья	
	в палисадной ткани	в губчатой ткани	каучука	смолы
Бутонизация 21.VI	69	22	—	—
Цветение 8.VII	259	80	1,2	7,7
Плодоношение 14.VIII . .	711	160	2,5	8,6
Созревание семян 10.IX .	984	349	3,3	8,5

листья месекретных каучуконосов затемнению, не удалось обнаружить исчезновения или даже уменьшения количества каучука (Лебедева, 1938 *).

Таким образом и эта группа каучуконосов, содержащая наиболее низкополимеризованный каучук, не способна использовать последний ни в условиях нормального существования, ни в условиях углеродного голодания.

Следующая группа каучуконосных растений, к которой относятся важнейшие каучуконосы, — кок-сагыз, тау-сагыз, крым-сагыз, отличается от предыдущих каучуконосов мощной млечной системой, вырабатывающей высокополимеризованный каучук.

Теоретически возможность расходования высокополимеризованного продукта наименее вероятна. Исследования ряда авторов полностью подтверждают это положение.

Так, например, опыты Лебедевой (1936) показывают, что углеродное голодание кок-сагыза не вызывает мобилизации каучука в корнях этого растения.

Углеродное голодание осуществлялось путем помещения в темноту растений, высаженных в ящики и вазоны. Корни одинакового габитуса и размера делились на три части по 70—100 растений в каждой. Одна часть корней немедленно анализировалась, две другие высаживались в ящики или вазоны. Одна группа растений отрастала на свету, другая в темноте. У растений предварительно срезались розетки несколько выше точки роста. Таким образом растения тратили пластические вещества не только на дыхание, но и на регенерацию надземной массы. Данные анализа сведены в табл. 8.

Как видно из табл. 8, каучук практически не уменьшился при отрастании растений в темноте, а при отрастании на свету произошло даже некоторое увеличение его количества. К сожалению, автор опыта не учитывал изменения углеводного комплекса в процессе отрастания, что не дает возможности сопоставить поведение пластических веществ и каучука.

Поэтому необходимо остановиться на опытах, в которых подобный учет проводился. Так, например, Маштаков (1939) установил, что за время зимовки

---

* К другим выводам пришли Киселев, Осипов, Кузьмина (1934), Осипов (1937). На основании исследований хондриллы и кендыря указанные авторы считают, что каучук способен мобилизоваться при углеродном голодании растений.

Однако фактический материал, полученный авторами, совершенно не убедителен вследствие ряда методических ошибок, допущенных при исследовании.

Так, например, едва ли можно делать какие-либо выводы на основании исследования нескольких растений (как было, например, в опытах Киселева и Осипова). При резкой индивидуальной изменчивости количество каучука в двух рядом растущих растениях может быть весьма различным. Что же получится, если одно из них будет подопытным, а другое контрольным? Возможная разница содержания каучука между опытным и контрольным растением невелика. Тем более необходимо улавливать эту разницу особо тщательно подобранными методами. Между тем к решению этой задачи пытались подойти, определяя, например, количество латекса «в среднем на 1 булавочный укол» (Киселев, Осипов, Кузьмина, 1934).

Таблица 8

Изменение сухого вещества и каучука в корнях кок-сагыза при голодании (А. П. Лебедева)

Характеристика материала	Однолетние растения				Двухлетние растения			
	дата взятия пробы	абсол. сухой вес 1 корня, в г	процент каучука на абс. сух. вещ.	абсол. колич. кауч. на 1 корень, в мг	дата взятия пробы	абсол. сух. вес 1 корня, в г	процент каучука на абс. сухое вещество	абсол. колич. каучука на 1 корень, в мг
Контроль (проба в момент постановки опыта)	28.VIII	1,06	4,41	46,93	21.IX	1,80	5,87	105,66
Корни, отраставшие на свету	5.X	0,96	6,44	62,05	16.X	1,61	7,24	116,56
Корни, отраставшие в темноте	5.X	0,86	4,92	43,47	16.X	1,45	7,13	103,38

в корнях кок-сагыза произошли следующие изменения углеводного комплекса и каучука (табл. 9).

Как видно из табл. 9, количество углеводов за зимний период сильно уменьшилось, в то время как количество каучука (относительное) возросло.

Таблица 9

Изменение углеводов и каучука в корнях кок-сагыза в период зимовки (С. М. Маштаков)

Момент взятия проб	Содержание, в % на абсол. сухой вес	
	сумма углеводов	каучук
XI. 1937	36,07	7,8
IV. 1938	24,75	11,6

Опыты с подсочкой растений тау-сагыза, осуществленные Мазанко (1939), также показывают, что при подсочке происходит усиленный синтез каучука, в то время как количество углеводов резко падает (Баранова, 1938).

Таким образом все наблюдения указывают, что материалом для построения углеродного скелета растений и дыхания служат углеводы, каучук же не используется для этой цели.

К другим выводам приходит Мазанко (1939) на основании опытов с длительным голоданием растений тау-сагыза и крым-сагыза.

Опыт, поставленный Мазанко в Атабаеве (Южный Казахстан) в 1938 г., заключался в следующем: у растений тау-сагыза, посеянных весной 1937 г., были подрезаны корни на глубине 30 см. Часть корней была немедленно выкопана, зафиксирована и подвергнута анализу. Остальные растения разбиты на три группы. Листья всех растений были выщипаны. Первая группа растений затемнялась ящиками. По мере отрастания этиолированных листьев последние удалялись выщипыванием.

Вторая группа растений была присыпана слоем почвы.

У третьей группы растений систематически удалялись вновь отрастающие листья.

Таким образом растения были поставлены в условия жесткого углеродного голодания, так как запасы питательных веществ были в значительной степени израсходованы к моменту постановки опыта (12.V).

Параллельно с определением количества каучука и смол учитывалась концентрация каучука в латексе контрольных опытных растений.

Условия длительного голодания тау-сагыз внешне переносил хорошо, за исключением растений, закрытых почвой. В последнем случае наблюдалась мацерация части растений. Больные корни браковались и в анализ не поступали.

Результаты опыта сведены в табл. 10.

Таблица 10

Изменение веса корней и количества каучука в корнях тау-сагыза в связи с голоданием (Ф. П. Мазанко)

Время взятия пробы	Характеристика материала	Средн. абсол. сухой вес 1 корня, в г	Абсол. содерж. каучука в одном корне, в г	Содерж. каучука, в % к абсол. сухому веществу	Содерж. каучука, в % к контролю	Примечание
12.V	Контроль, взятый в момент постановки опыта	0,935	0,085	9,05	100,0	В каждую пробу для анализа отбиралось несколько сот растений
8.VII	Растения, прикрытые ящиками	0,467	0,042	8,95	49,4	
8.VII	Растения, прикрытые слоем почвы	0,452	0,032	7,16	36,8	
8.VII	Растения с периодически удаляемыми листьями	0,447	0,028	6,34	33,3	
8.VII	Контроль, взятый в день снятия опыта	1,684	0,166	9,85	197,6	

Табл. 10 показывает, что на ростовые процессы и дыхание растения израсходовали значительное количество органического вещества. Количество каучука, по данным анализа, уменьшилось больше чем в два 2 раза. Определение концентрации сухого остатка в латексе контрольных и опытных растений показывает, что концентрация сухого остатка в латексе голодавших растений значительно ниже, чем в контроле, составляя 50—70% последнего.

Аналогично описанному был проведен Мазанко опыт с голоданием растений крым-сагыза. Опыты были поставлены на участках крым-сагыза посева весны 1937 г. (Атабаево, Южный Казахстан) в период осенней вегетации по той же схеме, что и с тау-сагызом. Этот опыт дал принципиально такой же результат. Наблюдается резкое уменьшение массы корня (на 67,5% по отношению к контролю) и каучука (на 60%).

На основании описанных опытов с голоданием тау-сагыза и крым-сагыза Мазанко делает выводы, «что каучук в большом количестве потребляется растениями как энергетический материал» и поэтому является «не продуктом отброса, а веществом, способным принимать участие в общем обмене веществ. Взгляд на каучук как экскрет, неспособный к дальнейшему участию в обмене веществ, не имеет под собою основания» (Мазанко, 1939).

Прежде чем перейти к анализу установленных Мазанко фактов, необходимо отметить следующее.

Во всех опытах с длительным углеродным голоданием тау-сагыза и крым-сагыза обращает на себя внимание сильное уменьшение сухой массы корней голодавших растений. За $1^1/_2$—2 месяца голодания исчезло 50—67,5% сухой массы. Если учесть, что к моменту закладки опыта растения в значительной мере израсходовали запасные вещества на выгонку надземной массы после зимовки, станет ясным, что подобное голодание не имеет ничего общего с нормальной жизнью каучуконосного растения.

Весьма вероятно, что изменение каучукового комплекса (если согласиться с утверждениями Мазанко о расходовании каучука при голодании) наступает

только тогда, когда растения полностью израсходовали углеводные запасы, чего не наблюдается при нормальном росте и развитии растений[1]. Поэтому на основании указанных данных Мазанко нельзя делать каких-либо выводов о роли каучука в жизни растения. Можно только предполагать, что в условиях жесткого голодания каучук исчезает. Мобилизуется ли он при нормальной жизни растения, на основании опытов с жестким длительным голоданием сказать нельзя.

В какой степени, однако, правдоподобен факт исчезновения каучука при голодании?

Микроскопические исследования не регистрируют сколько-нибудь заметных уменьшений каучука в млечных трубках. Опыты, поставленные нами в 1939 г., показывают (наблюдения Барановой), что 82-дневное углеродное голодание растений тау-сагыза не вызывает опоражнивания млечных трубок.

Весьма замечателен также факт увеличения каучука в корнях тау-сагыза, подвергавшегося подсочке. Опыт с подсочкой (Мазанко, 1939) был поставлен с трехлетними растениями тау-сагыза в Атабаеве (Южный Казахстан). У опытных растений (1000 шт.) было произведено удаление надземной массы острой бритвой. Выступивший млечный сок собирался после коагуляции. Если после снятия наплыва выделение сока замедлялось, производился повторный срез. Всего было произведено с 7.X по 14.XI 7 подсочек. С каждого из 1000 подопытных растений было получено в среднем по 0,849 г каучука. По окончании подсочки корни подопытных и контрольных растений выкапывались и подвергались анализу на каучук. Результаты анализа сведены в табл. 11.

Таблица 11

Каучуконосность подсоченных и неподсоченных растений тау-сагыза (Ф. П. Мазанко)

Характеристика материала	Каучука на 1 корень, в г			Смолы на 1 корень, в г		
	в наплывах	в млечных трубках	всего	в наплывах	в млечных трубках	всего
Корни, не подвергавшиеся подсочке	—	0,689	0,689	—	0,133	0,133
Корни подсоченные	0,849	0,608	1,457	0,050	0,138	0,188

Как видно из табл. 11, растения, подвергавшиеся в течение 40 дней подсочке, т. е. фактически голодавшие, так как при подсочке была удалена надземная масса, образовали каучука в 2 раза больше, чем растения, не голодавшие (не подвергавшиеся подсочке). Это можно было бы объяснить подтоком каучука из нижних зон корня подсоченных растений, однако другие опыты, где возможное влияние подтока было исключено, говорят, что дело не в передвижении млечного сока из нижних зон корня в верхние.

Так, например, подрезая корневую систему тау-сагыза за несколько месяцев до подсочки растений, Мазанко (1939) нашел, что и в этом случае производительность растений увеличивается.

[1] К сожалению, точно так же, как и во всех предшествующих работах, Мазанко не проводил биохимического анализа подопытных и контрольных растений. Поэтому о степени мобилизации углеводов в корнях голодавших растений можно судить только на основании микроскопических наблюдений, проведенных по нашему предложению Барановой (1938). Указанный автор отмечает, что в процессе голодания инулин исчезает почти полностью. Что исчезновение инулина не связано только с гидролизом и превращением его в моносахара, показывает факт наличия сравнительно небольшого количества сахаров в тканях голодавших растений.

Таблица 12

Каучуконосность подсоченных и неподсоченных растений тау-сагыза (корни подрезаны с боков и снизу) (Ф. П. Мазанко)

Характеристика материала	Абсолютн. содержан. в 1 корне, в мг		Прирост			
			каучука		смолы	
	каучука	смолы	в мг	в % к контролю	в мг	в % к контролю
Контроль 1-й (не подсоченные растения) в начале опыта	450	105	—	—	—	—
Контроль 2-й в конце опыта	532	107	82	18,2	2	1,9
Подсоченные растения в конце опыта	891	117	359	67,5	10	9,3
			По отношению ко 2-му контролю			

Все приведенные в таблицах данные показывают, что голодание, осуществляемое подсочкой, не только не уменьшает количества каучука, но, наоборот, даже ведет к его увеличению. Этот факт нельзя объяснить с позиций Мазанко, Спенса и др., видящих в каучуке запасное вещество, так как перевод легко мобилизуемых углеводов в безусловно более трудно мобилизуемый каучук может только затруднить регенерацию растением утраченной надземной массы. Таким образом результаты опытов Мазанко с подсочкой находятся в резком противоречии с результатами опытов того же автора с голоданием растений.

Уменьшение же концентрации каучука в латексе голодающих растений обусловлено тем, что в процессе голодания происходит отмирание старых млечных трубок, содержащих наиболее каучуконосный латекс. Отмирание млечников вызывает коагуляцию их содержимого и превращение его в каучуковую нить. Процесс отмирания млечников, достигающих определенного возраста, является совершенно нормальным для корневых каучуконосов. Например, уже в конце первого года вегетации тау-сагыза и кок-сагыза периферийные млечники корня начинают отмирать (Баранова, 1939; Блохинцева, 1940).

За зиму этот процесс у кок-сагыза распространяется и на более глубоко лежащие млечные трубки. В результате превращения содержимого старых млечных трубок в каучуковую нить латекс из них при прорезе корня не выступает. Это очень хорошо заметно, если в весенний период срезать надземную массу у корневой шейки. Отчетливо видно, что только внутренние, молодые участки корня выделяют латекс, более же старые, наружные участки или совершенно не дают млечного сока или лишь следы его.

Поэтому млечный сок, выступающий весной, содержит мало каучука, так как содержание каучука в молодых млечных трубках сравнительно невелико. Такую же картину мы наблюдали и у тау-сагыза (растения третьего года вегетации в Михневе Московской обл.).

Именно поэтому невозможна весенняя подсочка растений, так как, несмотря на обильное выделение латекса, выход каучука незначителен.

Углеродное голодание в значительной степени усиливает процесс отмирания млечников, и совершенно закономерно, что концентрация каучука в латексе голодающих растений уменьшается по сравнению с контрольными растениями, не подвергавшимися голоданию. Просмотр микроскопических препаратов корней голодающих растений показывает, что действительно значительное количество старых млечников заполнено нитями.

В связи с высказанными замечаниями возникает законный вопрос: не является ли исчезновение каучука при голодании растений только кажущимся?

Не перешел ли каучук в результате голодания в другую форму, не поддающуюся обычному, стандартному методу определения?

Уже Вебер (Weber, 1900), изучая растворимость каучука, установил, что существуют 2 фазы последнего. Позднее Каспари (Caspari, 1913) констатировал, что в кажущемся прозрачном бензольном «растворе» каучука суспендированы нерастворимые частицы. Эти частицы в петролейном эфире видны в виде мути.

Пуммерер и Кох (Pummerer und Koch, 1924), анализируя каучук, нашли, что различные его фракции отличаются по растворимости.

Фейхтер (Feuchter, 1925), повторяя работы Каспари, пришел к выводу, что трудно растворимая фракция каучука не растворяется в серном и петролейном эфире. Растворимая в эфире часть каучука, составляющая примерно 78—82% исследованного образца каучука гевеи, была названа им «диффузионным» каучуком. Анализ этой фракции показал, что она имеет все важнейшие свойства, присущие каучуку. Нерастворимый остаток был назван Фейхтером «гельскелетом».

Бари и Гаузер (Bary und Hauser, 1938) считают, что переход растворимой фракции (α-каучук) в нерастворимую (β-каучук) является обратимым процессом. Существующее равновесие между фракциями может быть сдвинуто путем механических воздействий и тепла. По мнению этих авторов, α-каучук «отличается от β-каучука только более высокой степенью полимеризации или правильнее степенью аггрегации».

На другой позиции стоит Штаудингер и его школа (Staudinger und Bondy, 1931). Штаудингер считает, что переход α-каучука в β-каучук и наоборот «обусловлен химическим изменением каучука под влиянием кислорода, выражающимся в том, что с помощью кислородных мостиков насыщенные нитевидные молекулы растворимого каучука соединяются в трехмерные макромолекулы нерастворимого каучука». В пользу этого предположения говорило то, что полистирол не дает подобных модификаций: насыщенная углеродная цепь не способна к аутоксидации.

При фракционированном растворении очищенного по Пуммереру каучука Штаудингер и Бонди показали, что даже после 408 час. экстракции бензолом остается около 20% нерастворимой фракции каучука.

Штаудингер (1935) отмечает также, что каучук не растворяется даже после взбалтывания с растворителем в продолжение многих месяцев: «β-каучук лишь сильно набухает в растворителе, сохраняя при этом форму поверхностей среза».

Переход линейных молекул в трехмерные макромолекулы обусловливает падение растворимости каучука.

Наличие нерастворимой фракции в натуральном каучуке указывает на то, что подобные процессы циклизации происходят и в растениях.

При анализе растительного материала возможность наличия нерастворимой фракции каучука до сих пор не принималась во внимание, и стандартные методы анализа отражают количество только части каучука — именно его растворимую фракцию.

Между тем, как показали наши наблюдения в 1939 г., количество нерастворимого каучука в растении, в известные моменты жизни последнего, может быть иногда весьма значительным.

Так, например, каучук в отмирающих тканях «чехла» кок-сагыза в значительной части состоит из нерастворимого каучука. Подвергая тонкие небольшие срезы растительной ткани обработке спиртом (для обезвоживания) и хлороформом или бензолом, удалось установить, что большая часть каучука даже после 12 часов экстракции кипящим растворителем остается в тканях среза (Прокофьев, 1940). Значительное количество нерастворимого (β) каучука содержат также корни тау-сагыза. Особенно много β-каучука в корнях голодавших растений. Очевидно, голодание способствует отмиранию млечников и переходу линейных молекул каучука в трехмерные.

Возможность перехода каучука в нерастворимое состояние в процессе голодания заставляет нас ставить под сомнение полученные Мазанко результаты.

С другой стороны, отмирание млечника, образование внутри него каучуковой нити, подчеркивает, по нашему мнению, неправильность взгляда на каучук как на источник углеродного питания растений. Использование растением коагулированного латекса, находящегося в мертвых млечных трубках, с нашей точки зрения, невозможно. Сторонники взгляда на каучук как запасное вещество обходят молчанием наличие каучуковых нитей в корнях тау-сагыза, кок-сагыза и крым-сагыза. Это понятно, так как если в отношении диспергированного каучука в живых млечниках еще можно строить всевозможные предположения о его участии в обмене веществ, то в отношении каучуковой нити этого сделать нельзя. А между тем в растении ежегодно отмирает часть млечных трубок. У кок-сагыза, например, все млечные трубки предыдущего года вегетации отмирают, будучи наполнены каучуком, «запасным веществом — источником углеродного питания», как предполагают Спенс, Мазанко и др.

Следует добавить также, что определение степени полимеризации каучука, проведенное Маштаковым (1939) в различные периоды жизни растений, не показало явлений деполимеризации каучука в живых тканях. Так, например, степень полимеризации и молекулярный вес каучука в кок-сагызе в конце вегетации равнялись 3670 и 249 600. После весеннего пробуждения и выгонки надземной массы степень полимеризации и молекулярный вес каучука остались теми же (3670 и 249 500).

Если бы каучук действительно являлся запасным веществом, то его мобилизации безусловно должен был бы предшествовать распад молекул, что не могло не отразиться на степени полимеризации и молекулярном весе каучука после весеннего отрастания растения.

Суммируя все вышеизложенное, мы приходим к выводу, что в процессе нормальной жизнедеятельности каучук не является источником углеродного питания растений. Исчезновение каучука в опытах Мазанко с длительным голоданием корневой системы тау-сагыза и крым-сагыза (если это исчезновение подтвердится) есть процесс патологический, ничего общего не имеющий с нормальной деятельностью растений.

в) Терпены как экскрет

Представление о терпенах как экскрете поддерживается и развивается многими исследователями (Фонроберт, 1932; Фрей-Висслинг, 1935; Борисов и Любименко, 1936; Бобылев, 1925 и др.). Так, например, Фрей-Висслинг (Frey-Wissling, 1935) говорит, что «терпены главного ряда и по всей вероятности также и дегидрированные тетратерпены должны рассматриваться как конечные продукты превращения веществ, которые остаются в теле растения без определенной физиологической функции или выводятся наружу».

Бобылев (Bobilioff, 1922, 1925) наблюдал увеличение процентного содержания каучука в прорастающих семенах гевеи, а также сохранение каучука в растениях, подвергавшихся голоданию. Однако методическая сторона этих работ внушает сомнение, так как автор в основном оперирует относительными цифрами каучуконосности, что, конечно, ставит под сомнение его выводы.

Борисов и Любименко, отмечая факты, говорящие о возможном использовании многих экскретов в процессе обмена веществ в растении, считают тем не менее, что основные массы экскретов (в частности каучук) не используются и что рассматривать их как запасные вещества было бы неправильно. В подтверждение своего взгляда авторы приводят, например, широко известный факт, что экскреторные вещества почти никогда не накапливаются в живых деятельных тканях семени, а лишь в кожуре, в околоплоднике плода и т. д.

Экскреторный характер терпенов подчеркивает также факт неизменяемости их в процессе прорастания семян. Так, например, по данным Иванова с сотрудниками (1928-1929), после 14—20-дневного прорастания в темноте плодов аниса эфирное масло последних осталось не измененным ни качественно ни количественно.

Биологическое значение процесса каучукообразования

Как видно из рассмотренных материалов, все исследователи переносят центр тяжести на подыскание биологической роли для уже образовавшихся терпенов, в частности каучука. Значение же самого процесса образования терпенов для жизни растений остается совершенно не освещенным.

Между тем, по нашему мнению, именно процесс образования восстановленных соединений может иметь общее биологическое значение для растительных организмов (Прокофьев, 1939). Отсутствие терпенов у водяных растений свидетельствует, что восстановленные соединения подобного типа возникли в результате изменившихся условий при выходе растений на сушу. Изменение условий существования вызвало появление новых признаков, наиболее гармонирующих с условиями внешней среды. В свете этого положения весьма показательным является факт изменения направления биохимических процессов в гваюле в связи с изменением водного режима. Как мы уже указывали (Прокофьев, 1939), обильное водоснабжение гваюлы благоприятствует синтезу монотерпена — α-пинена в тканях этого растения. Наоборот, уменьшение влажности усиливает синтез каучука.

Таким образом каучук как продукт обмена должен был притти на смену другим терпенам при изменении условий в сторону большей сухости. Действительно, растения, накапливающие каучук в значительных количествах, как, например, тау-сагыз, кок-сагыз, гваюла, крым-сагыз, — обитатели горных районов с очень небольшим количеством осадков и малым запасом влаги в почве.

Необходимо отметить также, что между каучуконосностью и лигнификацией тканей существует обратная зависимость. Так, например, паренхимные клетки гваюлы, содержащие каучук, никогда не одревесневают и, наоборот, одревесневшие клетки лишены каучука. Это дает нам основание предполагать, что каучуконосность сравнительно молодой признак, идущий на смену более древним продуктам типа лигнина.

Рассмотренные материалы дают нам основание выдвинуть следующую рабочую гипотезу относительно биологической роли процесса терпенообразования: при основных жизненных отправлениях растительного организма (например, при распаде углеводов) возникает отброс — дегидрированный продукт — изопрен. Будучи физиологически активным (наркотик), изопрен может оказывать вредное действие на растение. Обезвреживание изопрена достигается превращением его (путем полимеризации) в различные циклические или высокополимеризованные алифатические продукты (моно-, сескви-, дитерпены, каучук, гутта и т. д.).

С нашей точки зрения, вещества терпенового ряда после своего образования не несут каких-либо определенных функций в растении. Основное, общее для всей группы терпеноносных растений, биологическое значение имеет сам процесс образования терпенов. Именно, в превращении изопрена в физиологически неактивные вещества — смысл и значение появления терпенов в растении. В частности, такое же значение, с нашей точки зрения, имеет и процесс образования каучука.

В заключение мы считаем необходимым остановиться на одном положении, выдвигаемом Мазанко.

Мазанко утверждает, будто «предположение, что каучуконосные растения в процессе эволюции шли под влиянием естественного отбора по линии накопления внутри своих тканей экскреторных продуктов в таких больших количествах, как 40% (каучук), что мы находим у тау-сагыза, является антидарвинистическим[1]».

Почему представление о каучуке как конечном продукте обмена веществ противоречит эволюционной теории, автор не говорит, считая, что мерилом био-

---

[1] Цитируемая работа Мазанко одновременно была опубликована в двух журналах: Каучук и резина, № 6, Москва, 1939, и Соц. наука и техника, № 7—8, Ташкент, 1939.

логической ценности вещества является возможность его потребления в процессе жизнедеятельности растения. Возможности выполнения веществом других биологических функций автор не предусматривает, а в отношении каучука просто отрицает. Важность затронутого вопроса заставляет нас на нем остановиться.

Дарвин указывает, что «естественный отбор действует исключительно только посредством сохранения и накопления изменений, благоприятных для организмов при тех органических и неорганических условиях, которым он подвергается во все периоды своей жизни. Окончательный результат выражается в том, что каждое существо обнаруживает стремление сделаться более и более совершенным по отношению к окружающим его условиям».

Что же может служить критерием более высокой организации существа?

По мнению Дарвина, подобным мерилом является степень дифференцирования частей того же организма во взрослом состоянии и их специализация к различным отправлениям.

Перенесем эти положения на корневые каучуконосы, на основе опытов с которыми делает выводы Мазанко. Как известно, эти растения, помимо каучука, накапливают значительное количество углеводов (до 40—50%). Взаимное превращение углеводов происходит в основном в лубяной паренхиме, где откладывается главная масса инулина, моно- и дисахаров.

По представлениям Мазанко, Спенса и других, каучук представляет такое же запасное вещество, как углеводы, и выполняет ту же функцию, что и последние. Это находится в резком противоречии с вышеприведенным взглядом Дарвина, так как с позиции Мазанко и Спенса невозможно объяснить появление в растениях такой специализированной ткани, как млечные трубки.

Какой биологический смысл могло иметь появление совершенно особой, своеобразно организованной ткани, если ее функции не отличаются от функций тканей, уже существующих в растении? Какое преимущество получили растения, вооруженные млечными трубками, по сравнению с другими особями, не имевшими млечной системы?

Единственным следствием с точки зрения Мазанко и Спенса, видящих в каучуке запасное вещество, было накопление дополнительного источника углерода в растении наряду с уже имеющимися углеводами.

Однако количество последних у корневых каучуконосов так велико, что в условиях нормального существования растений углеводы никогда полностью не расходуются[1]. Таким образом потребность растения в материале для дыхания, построения форменных элементов клетки и прочего полностью покрывается частью накопленных углеводов. Какой же биологический смысл может иметь накопление каучука сверх этого неиспользованного полностью углеводного запаса?

Наоборот, именно представление о каучукообразовании как процессе, имеющем совершенно специфическую роль, процессе, обеспечивающем нормальное превращение веществ в растении, является, по нашему мнению, наиболее плодотворным, полностью вытекающим из всего хода развития и совершенствования организмов. Именно, специфичность задачи синтеза каучука обусловила возникновение у громадного большинства каучуконосов специализированной ткани — млечной системы. Как было указано нами еще ряд лет назад (Прокофьев, 1935), каучуконосы по признаку локализации каучука можно разбить на три группы.

Представители 1-й группы содержат каучук в паренхиме осевых органов и листьев. Примером этой группы может служить гваюла. Млечные трубки у каучуконосных растений подобного типа отсутствуют, и синтез каучука осуществляет каждая паренхимная клетка.

Представители 2-й группы (ваточник, кендырь, хондрилла и др.) имеют слабо развитую млечную систему. Синтез каучука осуществляется как млечными трубками, так и ассимилирующими клетками листьев и надземных органов.

---

[1] Даже после весеннего пробуждения и активнейших ростовых процессов корни растений кок-сагыза и тау-сагыза содержат значительное количество моно- и дисахаров.

Растения 3-й группы, включающие в себя наиболее важные корневые каучуконосы (тау-сагыз, кок-сагыз), имеют мощно развитую млечную систему. У этих растений синтез каучука идет только в млечных трубках.

Таким образом видно, что по мере специализации тканей, возникновения и развития млечной системы синтез каучука сосредоточился исключительно в млечниках, разгрузив остальные ткани от этой работы.

Млечная система, возникая с момента прорастания семени, тотчас же приступает к выработке каучука. По мере роста и развития растения развивается и млечная система и увеличивается накопление в ней каучука.

С нашей точки зрения, это также подчеркивает специфичную роль процесса каучукообразования в жизни растения и его связь с основными отправлениями растения, дающего каучук.

По мнению Мазанко, накопление большого количества экскретов в растении невозможно. Однако, если под экскретами понимать продукты, вновь не вовлекаемые в обмен веществ, то подобные экскреты весьма распространены в природе. Например, такие вещества, как лигнин, целлюлоза и др., накапливаются в очень больших количествах, нормально в обмен веществ не вовлекаются и тем не менее факт их образования и накопления ни в какой степени не противоречит эволюционной теории. Едва ли есть основания считать биологически полезными только те вещества, которые способны в дальнейшем служить источником энергии. Вся совокупность данных учит нас, что биологическую пользу организм извлекает из самых разнообразных признаков, лишь бы только они лучше приспособливали его к условиям среды. С этой точки зрения синтез каучука является положительным признаком, так как позволяет каучуконосному растению в специфических условиях существования перерабатывать значительные массы углеводов без того, чтобы страдать от накопления отхода — изопрена.

Заключение

В настоящее время не существует единой точки зрения по вопросу биологической роли терпенов и в частности каучука. Можно отметить следующие гипотезы, выдвинутые различными исследователями.

а) Терпены выполняют защитные функции, предохраняя растение от поедания животными, насекомыми или защищая его от внедрения микробов и потери влаги. Фактический материал, подкрепляющий эту гипотезу, очень мал.

Наоборот, фактов, противоречащих этому предположению, накоплено достаточно много; это дает нам основание считать, что основная масса терпенов и в частности каучук не играют роли защитных веществ.

б) Терпены являются запасными веществами, обеспечивающими потребность растений в углеродистом питании. Защитники этого взгляда утверждают, что в период усиленных ростовых процессов или голодания каучук мобилизуется.

Однако материал, собранный представителями этой гипотезы (Спенс, Мазанко и др.), противоречив и не дает возможности принять эту точку зрения, особенно в свете результатов, полученных другими исследователями этого вопроса. Изучение поведения углеводов и каучука в моменты мобилизации запасов показывает, что именно углеводы являются источником углерода и сырьем для дыхания, а отнюдь не каучук.

в) Терпены являются конечными продуктами превращения веществ (экскреты). Это представление о терпенах, на наш взгляд, наиболее вероятно, так как лучше других согласуется с фактическим материалом. В свете этой гипотезы образовавшиеся терпены, в частности каучук, не используются в дальнейшей жизни растения. Однако все разнообразные взгляды касаются только биологической роли уже образованных продуктов терпенового ряда и ничего не говорят о значении самого процесса образования терпенов для жизни растений.

Между тем, по нашему мнению, именно процесс терпенообразования имеет большое биологическое значение. Нам представляется, что смысл и ценность обра-

зования терпенов заключается в переводе возникающего в процессе обмена веществ изопрена в физиологически неактивные соединения, например каучук.

Наличие каучука в наиболее молодых, в филогенетическом отношении, семействах и родах указывает на то, что каучук появился в растениях сравнительно недавно, идя на смену другим восстановленным соединениям. На примере рода Parthenium, у представителей которого раздревеснение тканей сопровождается усилением накопления каучука, это видно особенно отчетливо.

Преобладание синтеза каучука над синтезом терпена-α-пинена у гваюлы при уменьшении водоснабжения показывает, что признак каучуконосности мог возникнуть при изменении условий существования в сторону большей сухости.

Высказанные нами положения не только не противоречат эволюционной теории, как это пытается доказать Мазанко, но, наоборот, в значительно большей степени находятся в соответствии с дарвинизмом, чем взгляды, рассматривающие каучук как запасное вещество каучуконосных растений.

Исследования, посвященные выяснению биологической роли каучука и других терпенов, необходимо всемерно форсировать, так как в данный момент наши представления о функциях этих своеобразных веществ еще очень поверхностны и недостаточны для овладения процессом образования этих веществ в полной мере.

Всесоюзный институт
каучуконосов

Поступило
13.V.1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Баранова Е. А., Анатомо-микроскопические изменения в корнях тау-сагыза при подсочке, Архив Ин-та каучуконосов, рукопись, 1938.
2. Баранова Е. А., Образование каучуковых нитей при голодании тау-сагыза, Архив Ин-та каучуконосов, рукопись, 1939.
3. Блохинцева И. И., К вопросу образования каучука у кок-сагыза, Вестн. техн. культур, вып. 3, 1940.
4. Борисов Г. И. и В. Н. Любименко, Локализация, физиология образования каучука у растений, Сб. Каучук и каучуконосы, т. I, М.—Л., 1936.
5. Вельтищева Л. Я., Отчет физиологической лаборатории Маргушеванской научно-исслед. станции, Архив Ин-та каучуконосов, рукопись, 1935.
6. Дарвин Ч., Происхождение видов, Сельхозгиз, 1935.
7. Иванов Н. Н., Григорьева и В. Ф., Ермаков А. И., О содержании эфирного масла при процессах созревания и прорастания, Труды по прикл. бот., ген. и сел., XXI, вып. 4, 1928—1929.
8. Калиненко В. О., Роль плесневых грибов, актиномицетов и бактерий в разрушении каучука, Микробиология, т. VII, вып. I, 1938.
9. Киселев Н. Н., Осипов А. П., Кузьмина Н. А., Условия образования каучука и смол и их передвижение в растении, Известия Акад. Наук СССР, № 9, 1934.
10. Кузьмин С. П., Отчет физиологической лаборатории Маргушеванской н.-ис. станции, Архив Ин-та каучуконосов, рукопись, 1937.
11. Лебедева А. П., К вопросу о физиологии накопления каучука в корнях кок-сагыза, Сб. Физиология и анатомия каучуконосов, М., 1936.
12. Лебедева А. П., Отчет лаборатории физиологии Устимовской н.-ис. станции, Архив Ин-та каучуконосов, рукопись, 1938.
13. Мазанко Ф. П., Об образовании каучука в млечниках корней тау-сагыза, II сб. по биохимии и физиологии каучуконосных растений, М., 1939.
14. Маштаков С. М., Качественные изменения каучука в корнях кок-сагыза в обосновании сроков уборки, Архив Ин-та каучуконосов, диссертация, 1939.
15. Мошкина М. С., Изменения сырья гваюлы в процессе медленной сушки, Архив Ин-та каучуконосов, рукопись, 1938.
16. Оболенская М. А., Месекретные включения листьев ваточника, Вестн. техн. культур, вып. I, 1940.
17. Осипов А. П., К вопросу о генезисе каучука, Известия Акад. Наук СССР, № 3, 1937.
18. Прокофьев А. А., Метод открытия каучука в тканях растений, Тр. н.-и. лабор. каучуконосов, № 4, 1930.
19. Прокофьев А. А., Накопление каучука в ассимилирующей ткани, I Сб. по каучуконосам, под ред. Кизеля, вып. 5, М.—Л., 1932.
20. Прокофьев А. А., Кендырь как каучуконос, там же.

21. Прокофьев А. А., Анализ каучуков и каучуконосных растений, сб. Каучук и каучуконосы, т. I, М.—Л., 1936.
22. Прокофьев А. А., Отчет биохимической лаборатории ин-та каучуконосов, Архив Ин-та каучуконосов, рукопись, 1938.
23. Прокофьев А. А., Образование каучука в растениях, Известия Акад. Наук, биол. серия, № 6, 1939.
24. Прокофьев А. А., Состояние каучука в растениях, Архив Ин-та каучуконосов, рукопись, 1940.
25. Прокофьев А. А., Оболенская М. А., К микрохимическому изучению листьев ваточника, Архив Ин-та каучуконосов, рукопись, 1936.
26. Фонроберт Э., Методы исследования в области естественного каучука, ОНТИ, М., 1932.
27. Штаудингер Г., Высокомолекулярные органические соединения, ОНТИ, Л., 1935.
28. Bary P. und Hauser E. A., Kautschuk, 96, 1928.
29. Bobilioff W., Onderzoekingen over de physiologische beteeknis van Caoutchouc voorkomen de in de Melksapvaten van Hevea brasiliensis, Arch. voor de Rubbercultuur. Iaarg., VI, № 12, 1922.
30. Bobilioff W., Onderzoekingen over de ademhaling bij Hevea brasiliensis, Arch. voor de Rubbercultuur., № 9, 1925.
31. Caspari W. A., Journ. Soc. Chem. Ind., 32, 1041, 1913.
32. De Vries O., Zersetzung von Kautschukkohlenwasserstoff durch Pilze, Centr. f. bacter., II Abt., 74, 22, 1928.
33. Feuchter, Beiträge zur Kenntnis des Vulkanisationsproblems, Koll. Beih., 20, H. 9—12, 434, 1925.
34. Frey-Wissling A., Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen, Berlin, 1935.
35. Memmler K., Handbuch der Kautschukwissenschaft, Leipzig, 1930.
36. Spence D., The Practical Significance of Recent Advances in the Bio-Chem. of the Latex of Rubber Producing Plants, Lectures on India Rubber, London, 1909.
37. Spence D., The bacterial decomposition of the rubber in the latex of Hevea in relation to the question of function of the rubber in the living plant, Journ. of research., Association of British Rubber Manuf., 4, № 8, 1935.
38. Spence D. and van Niel C. B., The bacterial decomposition of the rubber of Hevea latex, Ind. and Engin. Chem., vol. 28, № 7, 1936.
39. Spence D. and MacCallum W. M. J., The function of the rubber hydrocarbon in the living plant. I. R. I. Transactions, vol. XI, № 1, 1935.
40. Staudinger H. und Boundy H. F., Libigs Ann., 488, 153, 1931.
41. Pummerer R. und Koch, Über einen krystallisierten Kautschuk und über Hydrokautschuk, Annal., 438, S. 294, 1924.
42. Weber C. O., Über die Natur des Kautscuuks, Ber. Deutsch. Chem. Ges., S. 779—796, 1900.

A. A. PROKOFIEV. BIOLOGICAL RÔLE OF RUBBER

SUMMARY

At the present time scientists do not agree as to the biological rôle of terpenes, particularly of caoutchouc or rubber. Among the various hypotheses advanced by different investigators we may mention the following:

1. Terpenes fulfill functions of defense, protecting the plant from being devoured by animals or attacked by insects, from invasions by microbes and from loss of moisture. Experimental data confirming this hypothesis are very scarce. Facts disproving it have, on the other hand, accumulated to such an extent that we have grounds for believing that most terpenes, and rubber in particular, do not play the rôle of defense substances.

2. Terpenes are reserve substances, filling the plant's needs for carbon. Supporters of this view maintain that the reserves of rubber are drawn upon during periods of intensified growth processes or of starvation. However, the data assembled by supporters of this hypothesis (Spence, Mazanko, and others) are contradictory, making it impossible to accept this viewpoint, especially in the light of results obtained by other investigators of this problem. Studies of the behavior of carbohydrates and rubber at a time of mobilization of reserves show that it is precisely the carbohydrates — and not the rubber — that serve as a source of carbon and as material for respiration.

3. Terpenes are by-products of metabolism (excretions). This view of terpenes is, in our opinion, the most plausible, since it agrees more closely than the others with the known facts. According to this hypothesis, the terpenes, particularly rubber, having once been formed, are not made further use of by the plant.

All three of the above viewpoints concern only the biological rôle of products of the terpene series after they have already been formed and do not explain the significance of the process of terpene-formation in the life of plants. And, in our opinion, it is precisely this process that is of great biological significance. It seems to us that the meaning and value of terpene-formation lie in the conversion, that takes place during the process of metabolism, of isoprene into physiologically inactive compounds, e. g., rubber.

The presence of rubber in phylogenetically young families and genera indicates that rubber made its appearance in plants at a comparatively recent date, taking the place of other reduced compounds. This is particularly clearly seen in the case of the genus Parthenium, in whose representatives lignification of the tissues is accompanied by an increased accumulation of rubber.

The predominance of the synthesis of rubber over that of the terpene-α-pinene in guayule, in case of a decrease in the water supply, shows that the ability to produce rubber may arise when habitat conditions change in the direction of greater aridity.

The propositions that we have advanced not only are not contradictory to the theory of evolution, as Mazanko has tried to prove, but, on the contrary, are in much closer accord with darwinism than the view that rubber constitutes a reserve substance of rubber-yielding plants.

It is of utmost importance to conduct further investigations on the biological rôle of rubber and other terpenes, since at the present time our knowledge of the functions of these unique substances is still very superficial and inadequate for a complete insight into the process of their formation.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

И. И. БЛОХИНЦЕВА

ОБРАЗОВАНИЕ КАУЧУКА У КОК-САГЫЗА КАК РЕЗУЛЬТАТ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ МЛЕЧНЫХ СОСУДОВ

Представлено академиком **А. Н. Бахом**

Выяснение места образования и накопления каучука у каучуконосов является необходимой предпосылкой для управления этим процессом. Этот вопрос до последнего времени не решен более или менее достоверно. На этот счет существуют две точки зрения. Согласно первой, каучук образуется только в ассимилирующих клетках и оттуда оттекает в млечники осевых органов (Новиков, 1933; Киселев, 1934, и др.).

По мнению других исследователей (Bobilioff; Popovici, 1926; Мазанко, 1938; Прокофьев, 1940, и др.), каучук может образовываться непосредственно в млечниках, независимо от образования его в листьях.

Неясность этого вопроса вообще, и для кок-сагыза (Taraxacum kok-saghyz Rod.) в частности, поставила перед нами задачу исследовать листья кок-сагыза с точки зрения возможности образования в них каучука.

В ассимилирующей ткани листьев кок-сагыза в процессе вегетации образуются круглые блестящие зеленовато-желтые капли. По своему внешнему виду и положению в клетке эти капли должны быть отнесены к так называемому мезофильному секрету (месекрет). Известно, что месекрет некоторых растений содержит каучук, например, ваточник, кендырь и др. (Оболенская, 1940; Прокофьев, 1932).

Присутствие в листьях кок-сагыза месекрета могло дать основание некоторым исследователям рассматривать последний как каучук. Однако детальное исследование состава месекрета (Блохинцева, 1939) показало, что последний совершенно не содержит каучука.

Накопление большого количества каучука в млечниках кок-сагыза при отсутствии его в ассимилирующей ткани свидетельствует о возможности образования каучука непосредственно в млечных сосудах и делает совершенно неприемлемой, применительно к этому каучуконосу, гипотезу об образовании каучука исключительно в ассимилирующих клетках.

Процесс каучукообразования у кок-сагыза непосредственно не связан с фотосинтезом, на что указывает появление каучука в млечниках корня до освобождения семядолей от кожуры, образование каучука в проростках, выращиваемых в темноте, и, наконец, отсутствие каучука в зеленой паренхиме листьев.

Впервые каучук у кок-сагыза образуется в млечниках первичного луба на первый день прорастания семени. Первичная млечная система в корне кок-сагыза представлена двумя группами млечных сосудов, заполненных каучуком. Вторичные изменения в корне кок-сагыза начинаются уже в возрасте $1^1/_2$—2 недель.

Первичная млечная система в связи с начавшимися вторичными изменениями оттесняется к периферии. В результате интенсивной деятельности камбия возникает млечная система вторичного луба, являющаяся в дальнейшем основным

местом образования и накопления каучука. Как показали исследования Руденской (1938), наиболее интенсивное развитие млечной системы происходит в первые месяцы жизни растения, в период наиболее активной деятельности камбия. Следующий период характеризуется усиленным заполнением млечников каучуком. В процессе вегетации меняется соотношение между каучуком и смолистыми веществами в пользу каучука.

Это положение подтверждается уменьшением показателя преломления каучукового комплекса с возрастом растения. По данным нашей лаборатории, высокий показатель преломления каучукового комплекса свидетельствует о наличии в составе последнего веществ смолистого характера, обладающих высоким показателем преломления (Прокофьев, 1936).

Изменения рефракции каучукового комплекса в зависимости от возраста кок-сагыза представлены на табл. 1.

Таблица 1

Рефракция каучуково-смоляного комплекса млечных трубок кок-сагыза в зависимости от возраста растения

№ п. п.	Возраст растения	Показатель преломления каучуково-смоляного комплекса при 20° С
1	3—4 листочка	1,571
2	7—9 листочков	1,555
3	11—12 листочков	1,547
4	Однолетний, фаза плодоношения	1,530

Полученные нами результаты полностью подтверждаются данными химического анализа (Маштаков, 1938).

Большой интерес представляют результаты измерений рефракции каучуково-смоляного комплекса в различных зонах (по кругам млечников) одного и того же корня, полученные как для кок-сагыза, так и для крым-сагыза (табл. 2).

Таблица 2

Рефракция каучуково-смоляного комплекса в различных зонах

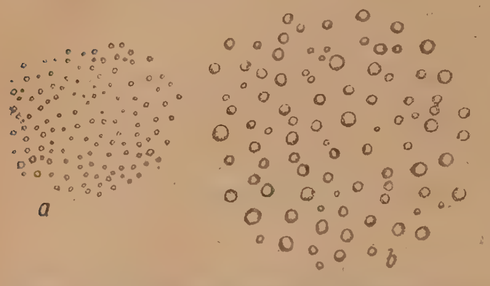
Название и возраст растения	Молодые млечники	Средние млечники	Старые млечники
	1-й—3-й круг от ксилемы	средние круги млечников	1-й—2-й круг от пробки
Кок-сагыз однолетний	1,540	1,530	1,527
»	1,540	1,529	1,526
»	1,542	1,531	1,525
»	1,538	1,531	1,530
Кок-сагыз двухлетний	1,544	1,529	1,525
Крым-сагыз двухлетний	1,541	1,526	1,523
»	1,548	1,528	1,525

Рефракция каучуково-смоляного комплекса, как видно из табл. 2, в старых млечниках гораздо ниже, чем в молодых. Это свидетельствует о том, что в каучуково-смоляном комплексе старых млечников преобладает каучук, а в молодых — смолистые вещества.

Таким образом было установлено, что соотношение между смолистыми веществами и каучуком находится в зависимости не только от фазы вегетации

растения, но и от возраста самой млечной трубки, т. е. того аппарата, где происходит образование каучука.

Одной из причин, обусловливающих изменение соотношения между каучуком и смолистыми веществами, является рост каучуковых частиц в млечных сосудах кок-сагыза в процессе вегетации. Каучуковые частицы кок-сагыза на всех фазах вегетации имеют шарообразную форму, в отличие от крым-сагыза (Taraxacum hibernum), который на ранних фазах развития содержит каучуковые шарики, а на более поздних преимущественно палочкообразные частицы.



Фиг. 1. Каучуковые частицы в млечном соке кок-сагыза: *a* — 7—9 листочков, *b* — плодоношение

Каучуковые частицы в млечниках кок-сагыза растут в процессе вегетации (фиг. 1, a, b). Почти недоступные для измерения на ранних фазах развития к концу вегетации каучуковые частицы достигают 1—2 μ в диаметре. Величина каучуковых частиц у гевеи, по данным Шидровица (Schidrowitz, 1909), зависит от возраста растения. Аналогичные наблюдения были сделаны Бобылевым (Bobilioff), который указывает на зависимость величины и формы каучуковых частиц от возраста растения. Подобные указания имеются у Тоблера (Tobler, 1914), который наблюдал изменение величины каучуковых частиц у манихота.

Де-Фриз (De-Vries) указывает на связь размера и формы каучуковых частиц со степенью полимеризации в них каучука. Возможно, что такая связь имеется и у кок-сагыза, так как, по данным Маштакова (1938). степень полимеризации каучука у кок-сагыза возрастает по мере роста растения.

С точки зрения возможности образования каучука в млечных сосудах определенный интерес представляет наличие в млечниках кок-сагыза, в период наибольшего каучуконакопления, углеводов (моно- и дисахаридов и небольшого количества инулина), которые рассматриваются многими исследователями как материал для построения каучука.

Млечные сосуды, как известно, живые элементы, несущие плазму и ядро. На присутствие в млечниках протоплазматического тяжа было указано еще Ганштейном (Hanstein, 1870). Ядра в млечниках впервые были открыты Трейбом (Treub, 1879). Позднее Молиш (Molisch, 1901) и другие обнаружили постенную протоплазму и погруженные в нее ядра в млечниках многих растений. На ряду с ядрами в плазме млечников находятся пластиды. Известны лейкопласты, образующие в млечных сосудах крахмал, элеопласты, образующие жиры и масла (Potter, 1884; Molisch, 1901, и др.).

Возникновение белковых кристаллов и зерен в млечных сосудах также приурочено к лейкопластам. Это указывает на то, что в млечных сосудах при участии пластид могут возникать различные вещества. Что касается образования каучука в млечных трубках, то механизм этого процесса до последнего времени недостаточно ясен. По мнению Поповичи (Popovici, 1926) и Бобылева (Bobilioff), каучук образуется в плазме млечных сосудов. Поповичи наблюдала возникновение каучуковых телец в млечниках Chelidonium и Ficus carica и считает, что образование каучука происходит в плазме без участия каких-либо других форменных элементов клетки.

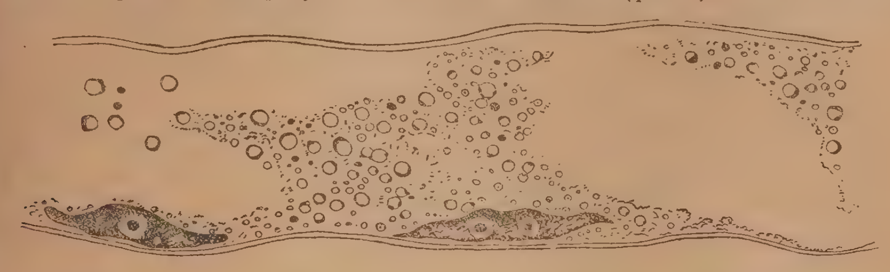
Однако в литературе имеются некоторые указания на участие пластид в этом процессе, например, у Фрей-Висслинга (Frey-Wissling, 1935). Так, Фрей-Висслинг указывает, что продукты, возникающие в плазме, имеют вид шариков, в то время как продукты, образующиеся при участии пластид, — твердые тела определенной формы (например, крахмал и каратиноиды). Каучуковые частицы имеют различную форму от круглой (например, у Ficus elastica) до вытянутой палочки (у Manihot glaziovii). Деятельностью пластид Фрей-Висслинг объясняет

наличие на каучуковых частицах некоторых растений белковой оболочки, а также рост каучуковых частиц с возрастом растения.

Последнее обстоятельство уже отмечено нами для кок- и крым-сагызов.

Каучуковые частицы находятся в постенном слое протоплазмы и в вакуоли млечника.

В последнее время нам удалось обнаружить на каучуковых частицах кок-сагыза и крым-сагыза присутствие белковой оболочки (фиг. 2). Подобная белковая оболочка была обнаружена также на каучуковых частицах тау-сыгаза (Прокофьев, 1940). Эта белковая оболочка рассматривается нами как пластида. Молодые каучуковые частицы, т. е. мелкие шарики у кок-сагыза, шарики и короткие палочки у крым-сагыза, одеты сплошной белковой оболочкой.



Фиг. 2. Млечный сосуд кок-сагыза. Видны ядра и каучуковые частицы с остатками пластид

Молодые каучуковые частицы целиком окрашиваются всеми красками, применяемыми для выявления пластид: генциан-виолетом в лиловый цвет, кислым фуксином (при нагревании) — в розовый, гематоксилином на фиксированном материале в темнолиловый. После обработки каучуковых частиц 10%-ным раствором аммиака (2—4 часа) белковая оболочка расплывается и обнажает каучуковые частицы.

Вследствие этого короткие каучуковые палочки не окрашиваются генциан-виолетом, а расплывшаяся белковая строма дает около каучуковых частиц слабо-фиолетовое пятно. На контрольных препаратах каучуковые частицы окрашиваются в характерный лиловый цвет. Расплывание белковой стромы при действии 10%-ным раствором аммиака и нерастворимость в разбавленной уксусной кислоте (каучуковые частицы с белковой стромой хорошо фиксируются жидкостью Флемминга) подчеркивают пластидный характер этого образования; хондриозомы растворяются в разбавленной уксусной кислоте, а в 10%-ном растворе аммиака только разбухают.

Фиг. 3. Каучуковые частицы с остатками пластид

В то же время каучуковые частицы хорошо окрашиваются красками, применяемыми для обнаружения каучука, например, буттер-гельбом, суданом III и др.

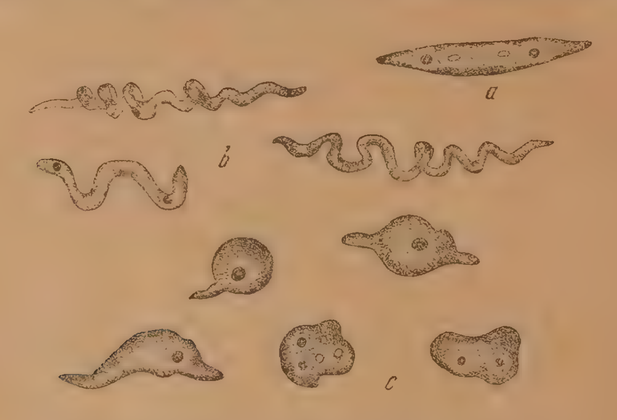
С ростом каучуковой частицы пластида растягивается и становится очень тонкой. На сформировавшихся каучуковых частицах пластиды выявляются, но не в виде сплошной оболочки, а небольшими обрывками (сгустками) на поверхности каучукового шарика у кок-сагыза (фиг. 3) на кончике или сбоку каучуковой палочки у крым-сагыза. Повидимому, здесь имеет место разрыв пластиды. Происходит ли это вследствие чрезмерного набухания при действии водных растворов красок (как, например, в лейкопластах, образующих крахмал), или же пластида растягиваясь не поспевает за ростом каучуковой частицы и поэтому разрывается, — пока неясно. Пластиды на каучуковых частицах хорошо выявляются при действии раствора иода в иодистом калии;

однако этот реактив всегда вызывает специфические изменения в положении пластидного остатка.

Наличие на каучуковых частицах белковой оболочки, которая, по нашему мнению, является остатком пластиды, дает нам основание связать образование каучука с деятельностью пластид.

В связи с процессом образования каучука большое значение приобретает вопрос о продолжительности жизнедеятельности млечника.

В млечных сосудах кок-сагыза в зависимости от их возраста наблюдаются некоторые различия в форме ядер и в характере плазмы. Для молодых млечников вторичного луба характерны ядра веретенообразной формы (фиг. 4,*a*).



Фиг. 4. Ядра в млечных трубках кок-сагыза: *a* — ядра молодых млечников, *b* — аномальные ядра молодых млечников, *c* — ядра старых млечников

Однако в млечниках одного круга наряду с правильными веретенообразными ядрами встречаются ядра неправильной формы, например, изогнутые, спиралевидные и т. д. (фиг. 4,*b*). Подобные ядра наблюдаются часто в изгибах млечников. В старых млечниках встречаются ядра лопастные или круглые с отростками (фиг. 4,*c*). Количество ядер в молодых млечниках больше, чем в старых. В млечных сосудах, в которых произошла коагуляция каучука, не удается обнаружить ядер. Повидимому, ядра в них разрушились вследствие отмирания млечного сосуда. В млечниках, в полости которых вследствие коагуляции образовались нити, не происходит плазмолиза.

Выводы

Процесс образования каучука у кок-сагыза (Taraxacum kok-saghyz Rod.) протекает в млечных сосудах и непосредственно не связан с фотосинтезом. Возникновение каучуковых частиц происходит при участии пластид, что подтверждается присутствием на каучуковых частицах белковой оболочки, которая рассматривается нами как остаток пластиды.

Основная масса каучука у кок-сагыза образуется и накапливается в корне в млечниках вторичного луба.

В процессе вегетации в млечных сосудах кок-сагыза наблюдается рост каучуковых частиц, являющийся одной из причин изменения соотношения между смолистыми веществами и каучуком, в пользу последнего.

При отмирании млечных сосудов прекращается образование каучука и в полости млечника образуется сплошная каучуковая нить.

Всесоюзный институт
каучуконосов

Поступило
13.V.1949

ЛИТЕРАТУРА

1. Блохинцева И. И., К вопросу образования каучука и кок-сагыза, Бот. журн., т. 24, № 4, 1939.
2. Киселев Н., Осипов А. и Кузьмина К., Условия образования каучука и смол и их передвижение по растению, Изв. Акад. Наук СССР, № 9, 1934.
3. Мазанко Ф. П., Об образовании каучука в млечниках корней тау-сагыза, Докл. Акад. Наук СССР, № 1—2, 1938.
4. Маштаков С. М., Качественные изменения каучука у кок-сагыза в динамике его развития, Докл. Акад. Наук СССР, № 4, 1938.
5. Новиков В., Гречушников А. и Барменков А., Накопление каучука в корнях тау-сагыза, как результат оттока его из листьев, Докл. Акад. Наук СССР, № 2, 1933.
6. Оболенская М. А., Исследование месекретных капель листьев ваточника, Вестн. техн. культур, под ред. акад. Якушкина, вып. 1, 1940.
7. Прокофьев А. А., Кендырь как каучуконос. 1-й сборн. по каучуконосам, ВНИИКиГ, вып. 5, М., 1932.
8. Прокофьев А. А., Анализ каучуконосных растений, ч. I, ОНТИ, 1936.
9. Прокофьев А. А., Образование каучука в растениях, Изв. Акад. Наук СССР, 1940 (в печати).
10. Руденская В. Я., Развитие млечной системы кок-сагыза как фактор накопления каучука, Докл. Акад. Наук СССР, № 5, 1938.
11. Frey-Wissling A., Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen, Berlin, 1935.
12. Hanstein I., Ueber die Bewegungserscheinungen des Zellkerns in ihren Beziehungen zum Protoplasma, Sitzungsber. der niederrhein. Ges. f. Natur- und Heilkunde in Bonn, Sitzung vom 19. Dez., 1870.
13. Molisch H., Studien über den Milchsaft und Schleimsaft der Pflanzen, Iena, 1901.
14. Popovici H., Contribution à l'étude cytologique des laticifères, Comptes rendus de l'Acad. des Sciences, 183, Paris, 1926.
15. Potter M., On the Development of Starch Grains in the Lactiferous Cells of the Euphorbiaceae, The Journ. of the Linnean society, vol. XX, 1884.
16. Schidrowitz, Ph. Kolloid. Zeitschrift, Bd. 4, 1909.
17. Tobler Fr., Physiologische Milchsaft und Kautschukstudien, Jahrbuch. f. Wiss. Bot., Bd. 54, 1914.
18. Treub M., Sur la pluralité des noyaux dans certaines cellules végétales, Comptes rendus Ac. Sci., 89, Paris, 1879.
19. Zimmermann A., Botanik, Gewinnung, Kultur und Aufbereitung des Kautschuks; in K. Memmler Handbuch der Kautschukswissenschaft, Leipzig, 1930.

I. I. BLOKHINTSEVA. FORMATION OF RUBBER IN KOK-SAGHYZ AS A RESULT OF THE FUNCTIONING OF THE LATEX VESSELS

SUMMARY

In kok-saghyz (Taraxacum kok-saghyz Rod.) rubber is formed in the latex vessels. This process has no direct connection with photosynthesis. That plastids participate in the formation of the rubber particles is confirmed by the fact that the latter are covered with a protein membrane, made up, so we consider, of the remains of the plastids.

The greater part of the rubber in kok-saghyz is formed and accumulates in the roots in the latex vessels of the secondary cork. In these vessels during the course of the vegetative period the rubber particles increase in size, which constitutes one of the reasons why the ratio between resins and rubber changes in favor of the latter. When the latex vessels cease to function, no more rubber is produced and in the cavity of these vessels there is formed a solid rubber thread.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

М. С. МОШКИНА

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ГВАЮЛЫ КАК КАУЧУКОНОСА

Представлено академиком **А. Н. Бахом**

Первые годы введения в культуру мексиканского куста гваюлы сопровождались неудачами. Целый ряд намеченных для опыта с гваюлой районов оказался непригодным. Неудача объясняется не только неправильным выбором районов, но и неумением в то время выращивать гваюлу.

Одним из районов, в котором испытывали гваюлу, был Азербайджан. В 1930 г. там были произведены первые посевы гваюлы. Насаждение гваюлы в Азербайджане вызывалось не только подходящими климатическими и почвенными условиями, напоминающими естественные условия произрастания гваюлы в Мексике, но большое значение в этом вопросе играло также и наличие свободных земельных массивов.

В случае акклиматизации гваюлы выгодным бы оказалось размещение в одном районе двух культур; одной поливной — хлопка, другой — гваюлы, не требующей регулярного орошения плантаций.

За последние четыре года в развитии культуры гваюлы Маргушеванской научной станцией достигнуты значительные результаты. Благодаря агротехническим мероприятиям — загущению посадок и разработке рациональной системы поливов, повышена устойчивость гваюлы к перезимовкам.

В настоящее время гваюла выходит на колхозные поля. Кроме переданного производству первого сорта гваюлы, скоро будет выпущен второй сорт, более эффективный по содержанию каучука, чем первый.

Таким образом успехи районирования, агротехники и селекции позволяют считать в настоящее время гваюлу каучуконосом промышленного значения.

От других каучуконосов гваюла отличается тем, что каучук содержится не в млечниках, как у тау-сагыза и у кок-сагыза, или в месекретных каплях листьев (кендырь, ваточник), а в клетках паренхимы и в обкладках смоляных каналов вместе с эфирным маслом и смолами (фиг. 1).

Паренхима коры и сердцевины являются у гваюлы теми вместилищами, в которых локализуется каучук.

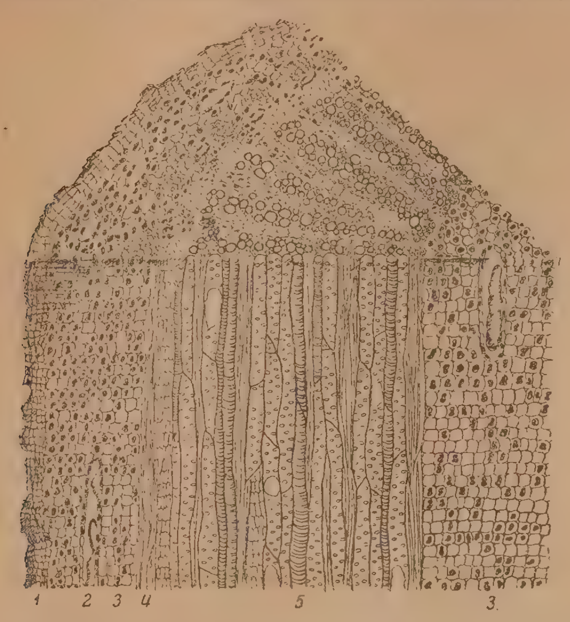
В своих исследованиях мы задались целью проследить за развитием гваюлы, начиная с семени, и одновременно за веществами, накопляющимися в ее клетках.

Плод гваюлы — семянка. В перикарпии семян гваюлы между гиподермой и склеренхимными волокнами был обнаружен фитомелан (фиг. 2). Это — безазотистое вещество, по своему составу близкое к чистому углероду [Даферт, Миклауз (Dafert, Miklaus), 1912].

Наличие фитомелана в оболочке семян является систематическим признаком и для семейств сложноцветных (Compositae), подтрибы Melampodineae [Ганаузек (Hanausek), 1912], в которую входит гваюла.

Фитомелан образует панцырный слой. Он предохраняет семена от проникновения микроорганизмов, но вместе с тем этот слой затрудняет прорастание семян.

Запасными питательными веществами семени гваюлы являются алейроновые зерна и жирные масла, расходуемые семенем при прорастании. После исчезновения алейроновых зерен и жирных масел в проростках появляются крахмал и сахар. Семена гваюлы не содержат каучука, смолы и эфирного масла. Эфирное масло имеется лишь в обертках семян. В проростках гваюлы также нет каучука. Этим гваюла отличается от корневых каучуконосов, у которых каучук, по данным



Фиг. 1. Продольно-поперечный срез ветви гваюлы: *1* — пробка; *2* — смоляной ход; *3* — клетки паренхимы и сердцевины, содержащие каучук, эфирное масло и смолу; *4* — лубяные волокна; *5* — древесные сосуды

Барановой (1935) и Блохинцевой (1939), появляется уже в проростках. Наличие смоляных каналов в осевых органах и в листьях является одной из особенностей анатомической структуры гваюлы (фиг. 3).

Как у большинства сложноцветных, у гваюлы смоляные каналы схизогенного происхождения [Чирх, Шток (Tchirch, Stock), 1933] (фиг. 4).

Они возникают путем расхождения клеток. Отсутствие содержимого в смоляных каналах, в момент их образования, говорит о том, что первоначально развиваются каналы, а затем они заполняются секретом. Впрочем, у гваюлы эти два процесса возникновения смоляных каналов и появления в них бальзама очень сближены между собою во времени.

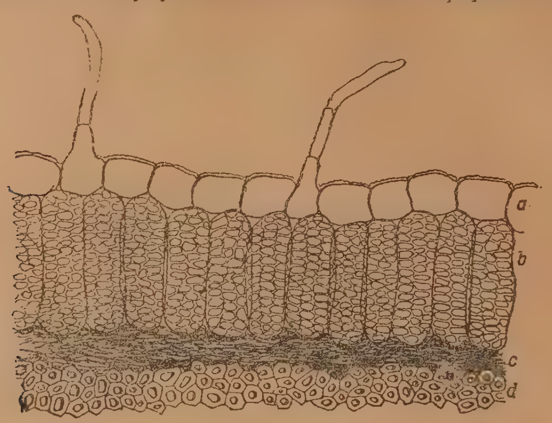
Уже у двухдневного проростка различаются нитевидные каналы, тянущиеся по два с каждой стороны проводящей системы. Первыми продуктами, заполняющими их, являются смолообразные вещества янтарного цвета, густой консистенции, отличающиеся от бальзама смоляных каналов взрослой гваюлы высокой рефракцией n_D^{20} — 1.597 и цветом.

В проростках с позеленевшими семядолями появляется в постенном слое протоплазмы много мелких капелек эфирного масла. Увеличиваясь в размере, капельки сливаются, образуя одну крупную каплю, заполняющую полость клетки.

Ростовые процессы у гваюлы сопровождаются образованием эфирного масла, накопляющегося в молодых тканях этого растения. Клетки молодых побегов и верхушечные части стебля у гваюлы заполнены каплями, количество которых падает от верхушки к основанию (фиг. 5).

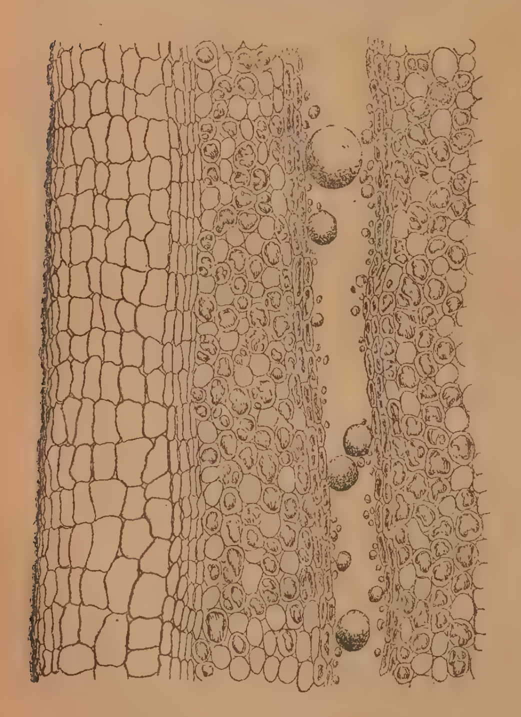
С образованием смол субстанция капель становится более густой, вследствие растворения смолы в эфирном масле.

В клетках гваюлы каучук возникает позднее эфирного масла и смолы.



Фиг. 2. Структура перикарпия семени гваюлы: *a* — эпидермис, *b* — гиподерма, *c* — фитомелановый слой, *d* — склеренхимные волокна

В условиях Маргушеванской станции появление каучука наблюдается в сеянцах весеннего срока посева в стадии 3—5 листочков в возрасте от 2—2½ месяцев. Первые следы каучука образуются в эпителиальных клетках смоляных каналов. Обкладочные клетки гваюлы — секреторные органы — отличаются от других клеток своим расположением и химизмом. С одной стороны, они примыкают к живым клеткам, а с другой — они граничат с смоляным ходом, с пространством, заполненным секретом. Подтверждением особого химизма обкладочных клеток может служить появление в них первых следов каучука и отсутствие дубильных веществ и крахмала. Крахмал, локализованный у полюсов смоляных каналов или в слое клеток, окружающих их, никогда не появляется внутри обкладочных клеток; также и дубильные вещества растворены в клеточном соке; паренхимных клеток в них не содержится.



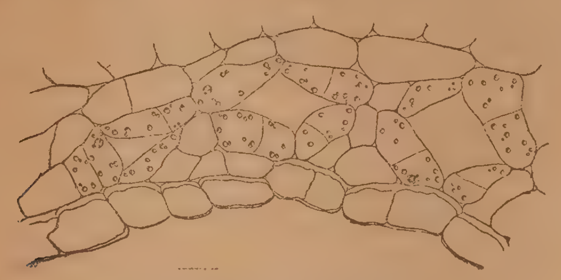
Фиг. 3. Смоляной канал гваюлы с каплями бальзама

В стадии десяти листочков начинается отложение каучука в стебле и корне в клетках, примыкающих к смоляным каналам. В стадии бутонизации увеличивается количество клеток, содержащих каучук (фиг. 6).

В периферийных клетках коры и сердцевины каучук появляется позднее, лишь в конце фазы цветения. Во время плодоношения зернышки каучука содержатся не только в клетках паренхимы коры и сердцевины, но и в сердцевинных лучах.

В дальнейшем с развитием и ростом кустов гваюлы происходит накопление каучука во всех паренхимных клетках осевых органов, о котором можно судить по увеличению массы бромидов каучука.

В листьях гваюлы каучук заключен в мезофилле. Палисадная ткань содержит каучука больше, чем губчатая. Впервые каучук появляется так же, как

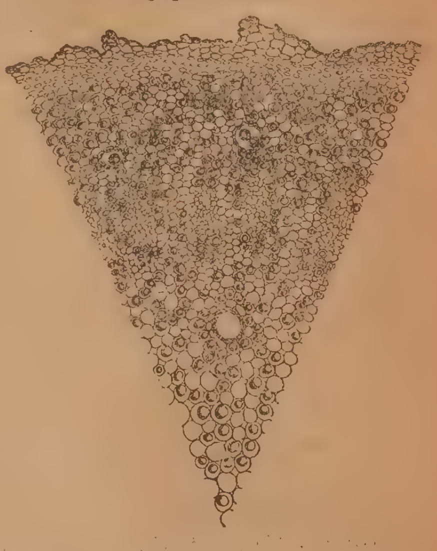


Фиг. 4. Схизогенное возникновение смоляных каналов в корневой части проростка

в осевых органах: в обкладочных клетках смоляных каналов. При исследовании листьев гваюлы оказалось, что листья различных возрастов содержат неодинаковое количество каучука и эфирного масла. Чем моложе лист, тем меньше накапливается в нем каучука и тем больше в клетках эфирного масла.

Во всех фазах вегетации основная масса каучука откладывается в ветвях и стебле. В корнях несколько меньше каучука, чем в стеблях и ветвях. Совсем мало каучука образуется в листьях.

В период усиленной вегетации в старых органах накапливается мало каучука. Накопление каучука наступает по окончании цветения растений во время летнего и осеннего покоя гваюлы. В очень молодых органах — побегах и листьях — каучука нет. Каучук откладывается в более зрелых клетках. С возрастом гваюлы повышается содержание в клетках каучука. Совершенно лишены каучука следующие ткани гваюлы: древесина, камбий, ситовидные трубки. Не содержит каучука и бальзам смоляных каналов.



Фиг. 5. Поперечное сечение молодого побега гваюлы. Клетки паренхимы заполнены гомогенными каплями

Нахождение каучука в обкладочных клетках и отсутствие его в бальзаме, выделяемом теми же обкладочными клетками, может быть объяснено тем, что каучук не может проходить через растительную оболочку, а слой протоплазмы проницаем для смол и для эфирного масла. Это обстоятельство, а также отсутствие каучука в ситовидных трубках, указывает на то, что каучук по растению не передвигается и накапливается там, где и образуется. Такое предположение было высказано Прокофьевым (1937).

При разрешении общего вопроса о месте образования каучука следует иметь в виду, что каждая паренхимная клетка гваюлы обладает способностью синтезировать каучук. Это еще раз подтверждает, что каучук может образовываться независимо от листьев, в различных органах растения, как, например, внутри млечников гевеи или в корнях корневых каучуконосов. Каучук в клет-

ках гваюлы, появившись, накапливается, но не исчезает. Так, в кустах гваюлы, поставленных в очень жесткие условия углеродного голодания длительным затемнением и многократным удалением листьев, каучук не расходовался. В противоположность каучуку углеводы гваюлы (крахмал и сахар) быстро мобилизовались из тканей (Мошкина, 1938).

Нашими экспериментальными работами было установлено (Мошкина, 1939), что каучук, локализованный в клетках паренхимы, растворен вместе со смолами в эфирном масле. При рассмотрении среза в безводной среде видна в полости клетки гомогенная капля.



Фиг. 6. Схема появления каучука в тканях сеянцев гваюлы

При увлажнении среза естественное состояние этих веществ нарушается. Происходит расслоение бальзама. Эфирное масло вытекает из клеток. Таким образом, мутные струйки, появляющиеся в клетках при смачивании их, представляют собой эмульсию эфирного масла в воде. Возникают мелкие шарики, находящиеся в броуновском движении, описанные в работе Фр. Ллойда (Lloyd, 1932).

Представление Ллойда о том, что в тканях гваюлы содержится млечный сок («паренхимный латекс») и что каучук находится в состоянии коллоидальной суспензии, совершенно так же, как латекс гевеи, по нашему мнению, не соответствует действительности.

Исследование значительного количества материала указывает на то, что разновидности гваюлы содержат неодинаковое количество каучука. Они отличаются также различной степенью одревеснения оболочек клеток (Астров, 1932). Среди разновидностей гваюлы встречаются некоторые, которые своим анатомическим строением — склерозом сердцевины и сердцевинных лучей — напоминают другой вид партениум — Parthenium incanum — Мариолу (Мошкина, 1935).

Прослеживая за одревеснением клеток сердцевины, удается подметить постепенный переход от формы более древянистых (мариолойдес) к формам травянистым (латифолиум, ангустифолиум) через промежуточные формы дельтоидеум и дисектум.

Как известно, каучук содержится у целого ряда семейств, стоящих на высоком уровне развития и в филогенетическом отношении более молодых (Apocyneae, Asclepiadaceae, Euphorbiaceae, Compositae, Convolvulaceae, Musaceae, Moraceae и др.).

Если обратиться к роду партениум (Parthenium), то разновидности, которые можно рассматривать, вследствие их травянистой структуры, наиболее молодыми (как-то: латифолиум и ангустифолиум), накапливают значительное количество каучука.

У более древних разновидностей мариолоидес и бревифолиум с сильно выраженным склерозом клеток мало каучука.

Сравнение каучуконосности со степенью лигнификации указывает на обратную зависимость этих двух признаков.

Возможно, что то вещество, которое у форм каучуконосных используется на образование каучука, у некаучуконосных употребляется на построение такого восстановленного соединения, как лигнин.

Однолетние и многолетние кусты гваюлы отличаются соотношением главных компонентов содержимого клеток: эфирного масла, смолы и каучука. С возрастом это соотношение изменяется в пользу каучука. По мере старения клеток количество каучука возрастает.

Соотношение между каучуком, эфирным маслом и смолой не одинаково у разных разновидностей. Оно более выгодно у латифолиум и у некоторых семей разновидности ангустифолиум, менее выгодно у бревифолиум и дельтоидеум.

Невысокое качество технического каучука гваюлы объясняется примесью смолистых веществ. Между тем среди разновидостей ангустифолиум встречается немало форм и линий, имеющих различное соотношение между смолой и каучуком.

Это открывает большие перспективы для выведения сортов гваюлы с высоким содержанием каучука и малым содержанием смол.

Всесоюзный научно-исследовательский институт каучуконосов

Поступило 13.V.1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Астров А. В., Материалы к характеристике строения стебля разновидностей гваюлы, Тр. по прикл. бот., сел., ген., вып. 31, 1932.
2. Баранова Е. А., Онтогенез млечной системы тау-сагыза, Ботан. журн. СССР, № 6, 1935.
3. Блохинцева И. И., К анатомии и физиологии кок-сагыза, Биохимия и физиология каучуконосных растений, Сборн. II, ГОНТИ, 1939.
4. Мошкина М. С., Опыты по углеродному голоданию гваюлы (рукопись), 1938.
5. Мошкина М. С., Локализация эфирного масла и смолы гваюлы, Биохимия и физиология каучуконосных растений, Сборн. II, ГОНТИ, 1939.
6. Мошкина М. С., Типы анатомического строения разновидностей гваюлы (Parthenium arg. Gray) и мариолы (Parth. incanum), 1935.
7. Прокофьев А. А., Годовой отчет биохим. лаборатории за 1937 г., Архив Ин-та каучуконосов.
8. Dafert, Miklanz, Untersuchungen über die Kohlenähnliche Masse der Compositae, Chem. Teil Denkschr., der Kais. Akad. der Wissensch., B. 87, Wien, 1912.
9. Hanausek, Kohlenähnliche Masse der Compositen. Denkschr., der Kais. Akad. der Wissensch., B. 87, Wien, 1912.
10. Lloyd Fr., Mode of occurence of caoutchouc in the Guayule (Parth. arg. Gray) and its Function, Plant Physiology, I, 1932.
11. Tchirch, Die Harze, 1933.

M. S. MOSHKINA. STRUCTURAL PECULIARITIES OF THE RUBBER PLANT GUAYULE

SUMMARY

At the Margushevan Experiment Station in Azerbaidzhan we conducted an anatomo-microchemical investigation of the Mexican rubber plant, guayule (Parthenium argentatum Gray), which was found to possess a number of structural and physiological peculiarities. In contrast to other rubber plants, the rubber in guayule is contained not in latex vessels, as in kok-saghyz, krym-saghyz, and tau-saghyz, and not in drops, as in kendyr and dogbane, but in all the parenchyma cells and in the wall-cells of the resin-canals, together with resins and essential oils.

In guayule seeds and seedlings there is no rubber. Seed germination is accompanied by the formation of resins and essential oils. The first products filling the resin-canals of the guayule are resin-like substances of an amber color with a high index of refraction (n_D^{20} — 1.597).

Under conditions at the Margushevan Experiment Station rubber first appears in guayule seedlings at an age of 2—2$^1/_2$ months in the wall-cells of the resin-canals of the root crown. These wall-cells are secretory organs, and they are distinguished from other cells by their location and chemical composition. They contain rubber,

resin, and essential oil, but no starch or tannin. As the plant grows and develops, the parenchyma cells of the cortex, medulla, and medullar rays gradually fill with rubber. Young growing organs contain little rubber. Once having formed, the rubber does not disappear even under conditions of severe carbon starvation. In the assimilating tissues of the guayule leaf little rubber is accumulated. Most of the rubber is concentrated in the axial organs. The absence of rubber in conductive vessels gives grounds for assuming that the rubber is formed directly where it is accumulated.

Lignification of the membranes of the parenchyma cells excludes the possibility of rubber being deposited in them. The amount of rubber yielded by different forms of guayule is conversely proportional to the degree of lignification of the plant tissues.

Rubber, resin, and essential oil are found in one and the same cells, forming a homogeneous drop, known as the «guayule balsam». The supposition of the American scientist Lloyd as to the presence in the tissues of the guaule of «parenchyma latex» is unfounded.

As the plant becomes older, the ratio between the content of rubber, resin, and essential oil changes in favor of the rubber. The ratio between the content of rubber, essential oil, and resin is not the same in different forms of guayule. In the varieties - latifolium and angustifolium there is a greater percentage of rubber than in the varieties brevifolium and deltoideum.

An admixture of resinous substances in guayule rubber lowers the quality of the finished product. The variety angustifolium comprises many forms having very diverse ratios between their rubber and resin content. Hence, there are great possibilities for the bringing out of excellent varieties of guayule with a high rubber and a low resin content.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

Е. Х. ЗАНКЕВИЧ

ВЛИЯНИЕ РЕНТГЕНОВСКИХ ЛУЧЕЙ НА ФОРМООБРАЗОВАНИЕ ЛИСТЬЕВ У МАХОРКИ

Представлено академиком **А. Н. Бахом**

I

На растениях махорки (Nicotiana rustica) иногда спонтанно появляются двойники листьев и стеблей. Причины возникновения этих близнецовых органов остаются неисследованными, так как физиологи полагают, что не их дело заниматься «уродствами», и предоставляют изучение последних морфологам и тератологам, у которых обычно отсутствует стремление подойти к вопросу с точки зрения физиологии развития.

При изучении вопроса о биологическом действии рентгеновских лучей мною обнаружено, что на облученных растениях махорки появляются в большом количестве самые разнообразные типы двойных и тройных листьев и стеблей. Особенно высокий процент аномалий наблюдался при облучении дозами в пределах 1500 r. Облучение рентгеновскими лучами (дозы: 250, 500, 750, 1500, 3000, 6000 и 10 000 r) производилось на стадии прорастающих семян при напряжении 50 kv и силе тока 2 mA, без фильтра; расстояние между объектом и антикатодом 15 см. Эти листья и стебли обычно растут и развиваются в течение всего периода вегетации и часто достигают крупных размеров, отличаясь вполне здоровым видом и нормальной окраской.

В известной сводке Пенцига (Penzig, 1921—1923) отсутствуют указания на двойные и тройные органы у махорки. Между тем это растение, будучи облучено рентгеном, дает почти все главные типы аномалий вегетативных органов, описанные в тератологической литературе у представителей самых разнообразных семейств цветковых растений. Это обстоятельство дает возможность выйти за пределы простого морфологического описания и проникнуть в самоё «механику» образования указанных отклонений от нормального морфогенеза.

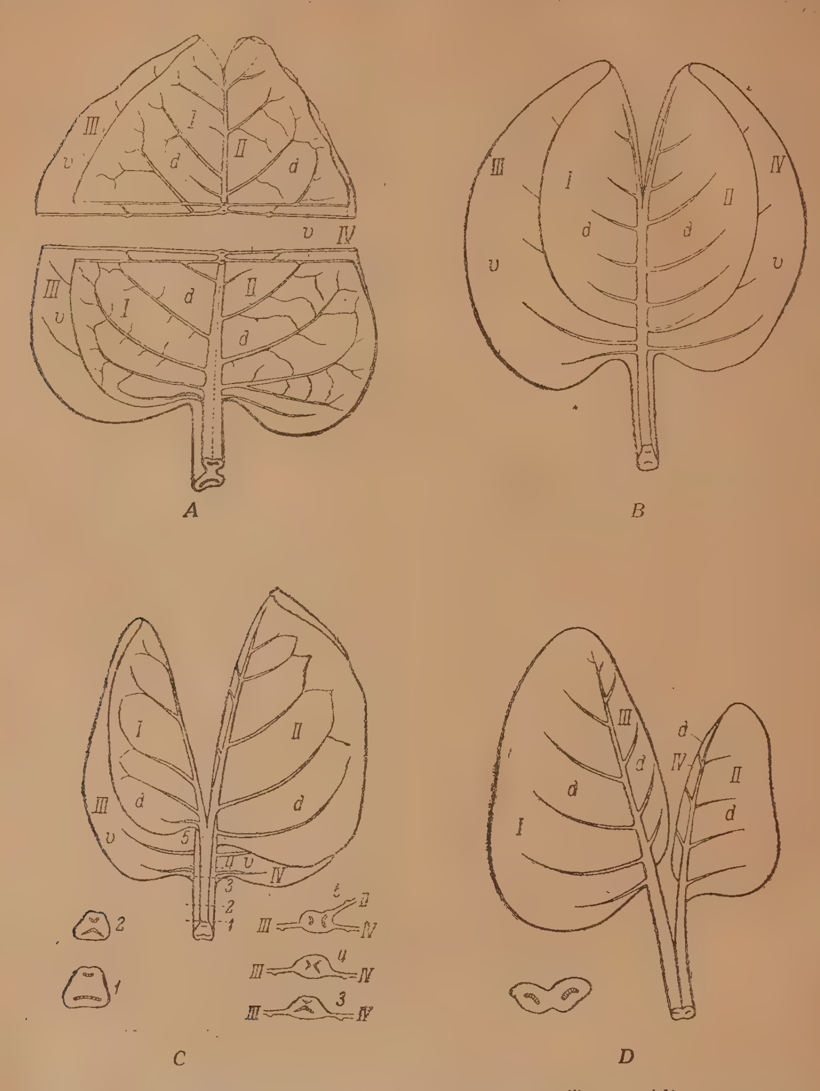
В настоящем кратком сообщении сделана попытка отметить закономерности в возникновении двойных и тройных органов у махорки. Факты, изложенные ниже, будут, возможно, представлять интерес для мало еще разработанного раздела науки — механики (динамика) развития высших растений.

II

На облученных растениях махорки наиболее часто образуются листья, удвоенные в плоскости пластинки. Через такой лист-двойник можно провести плоскость симметрии, которая в базальной части листа проходит по главной жилке перпендикулярно к листовой пластинке. Так как эта плоскость проходит через радиус стебля, то двойниковые листья такого типа можно назвать радиально-симметричными листьями-двойниками.

Среди двойников этого рода можно найти все градации от листа с вилообразным раздвоением верхней части главной жилки вплоть до образования двух самостоятельных листовых пластинок на одном черешке, в котором, однако,

имеется две дуги сосудистоволокнистых пучков вместо одной такой дуги, характерной для нормального листа махорки.



Фиг. 1. Четырехкрылый (тангентально-симметричный) лист (*A*) и его производные. Полупластинки I и II (на всех фигурах) принадлежат одному, а полупластинки III и IV — другому компоненту. Вентральные поверхности листьев обозначены буквой *v*, дорзальные — буквой *d*. Фигуры *A* — *D* показывают постепенное усиление процесса разделения главной жилки, сопровождавшегося сращением тканей смежных полупластинок листьев-компонентов. На фиг. *D* этот процесс привел к образованию двух «листьев» с перегруппированными полупластинками «исходных» компонентов

Переходные формы листьев между отмеченными крайними типами: 1) листья с вилообразным раздвоением главной жилки, с седлообразной вершиной листа и с одной дугой проводящих элементов (в черешке); 2) такой же лист, но с двумя дугами проводящих элементов; 3) лист с двумя пластинками и одним черешком, в котором имеется две дуги проводящих элементов.

Среди тройных листьев наблюдались такие формы: 1) при одной цельной листовой пластинке главная жилка тройная; черешок с одной дугой проводящих элементов; 2) листовая пластинка трехлопастная, причем лопасти соответствуют трем ветвям главной жилки; черешок с двумя дугами проводящих элементов.

На облученных растениях махорки можно изредка наблюдать двойные листья, которые как бы срослись по общей главной жилке, вследствие чего у такого листа при одной главной жилке имеется четыре крестообразно размещенных полупластинки (так называемый четырехкрылый лист). Через такой дублированный лист можно провести вторичную плоскость симметрии перпендикулярно радиусу главной оси растения. Поэтому листья этого типа можно назвать тангентально-симметричными листьями-двойниками.

У некоторых типов четырехкрылого листа вершина раздваивается (фиг. 1), вследствие чего такой лист производит впечатление, будто в апикальной его части не произошло «сращивания» двух листьев-партнеров.

Однако исследование поперечного разреза черешка обнаруживает следующее: две дуги сосудистоволокнистых пучков расположены не в одной, а в две линии, которые параллельны друг другу. Так как дуга пучков в черешке нормального листа махорки всегда параллельна плоскости листовой пластинки, в то время как в четырехкрылом листе эти дуги расположены перпендикулярно к «пластинкам» обоих партнеров, то необходимо сделать вывод, что в четырехкрылом листе этого рестения полупластинки перегруппировались и оба компонента обращены друг к другу своими вентральными поверхностями (фиг. 1, A).



Фиг. 2. Растение махорки, строение которого показывает связь между удвоением оси и удвоением листьев. Спереди видна продольная борозда, все более углубляющаяся к вершине оси (такая же борозда имеется и на противоположной стороне последней). На уровне 10-го листа ось вилообразно раздваивается; дочерние оси *A* и *B* (срезаны) несут по одному соцветию. В вилке раздвоения сидит двойной лист 11*a* + 11*b*. Листовые продолжения в стебле дублированного листа 5 обозначены буквами *m* и *n*, а листьев 8a и 8b — буквами *m'* и *n'*. Облучение дозой 3000 r на стадии прорастающего семени

При изучении материалов по тангентально-симметричным листьям-двойникам мною установлены все градации от только что описанного четырехкрылого листа (фиг. 1, *A*) вплоть до отделения двух самостоятельных листовых партнеров; их дорзальные (нижние) поверхности повернуты вверх, а вентральные (верхние, ассимиляционные) — вниз (фиг. 1 D). Чтобы объяснить их возникновение, следует предположить, что тут имела место перегруппировка полупластинок.

Кроме этих двойников с тангентальной плоскостью симметрии, изредка появляются листья, как бы сращенные по главной жилке, повернутые друг к другу вентральными поверхностями, и при этом без признаков перераспределения полупластинок. Такие листья напоминают некоторых животных двойников, например, так называемых торакопагов или пигопагов.

Интересны тройные листья, представляющие собою комбинацию радиально-симметричных и тангентально-симметричных листьев: два смежных компонента образуют радиально-симметричную, а два других смежных компонента тангентально-симметричную пару, причем один из компонентов входит в состав обеих пар.

Помимо дублирования листьев на облученных рентгеновскими лучами растениях махорки имели место частые случаи дублирования и разделения главной оси. Это явление состоит в том, что главный стебель в начале развития имеет вид двух слившихся стеблей, отделенных друг от друга более или менее глубокими продольными бороздами, а позже главная ось почти всегда вилообразно раздваивается, давая начало двум осям с самостоятельными соцветиями. Следует отметить, что на подобных растениях ясно видна связь между дублированием листа, с одной стороны, и дублированием и разделением главной оси, с другой. На фиг. 2, представляющей точную схематическую зарисовку облученного растения, лист 5 характеризуется тем, что его главная жилка и черешок дублированы; при этом черешок непосредственно переходит в рельефно выделяющееся листовое продолжение в «стебле». То же следует сказать относительно пары листьев *7a* и *7b*, а также пары *11a* и *11b*. Более детальное описание и изображения двойных и тройных органов у N. rustica даны в статье автора «Влияние рентгеновских лучей на онтогенетическое развитие растений» (Занкевич, 1937).

Частота образования дублированных листьев и стеблей у махорки в общем прямо пропорциональна по действовавшей дозе рентгеновских лучей, как это наглядно видно из табл. 1.

Таблица 1

Частота образования двойных (и тройных) листьев и дублированных стеблей у махорки при облучении растений рентгеновскими лучами на стадии прорастающих семян

Дозы r	Всего опытных растений на участке	Число растений, на которых образовались двойные и тройные листья		Общее число двойных и тройных листьев	Число растений с дублированным и разделенным стеблем	
		абсолютное число	процент		абсолютное число	процент
250	175	—	—	—	—	—
500	160	8	5,0	8	4	2,5
750	177	19	10,7	19	13	7,3
1500	170	47	27,6	68	48	28,2
3000	76	21	27,6	30	17	22,4
Контроль	160	—	—	—	—	—

Из табл. 1 видно, что самой эффективной дозой является доза 1500 r : 27,6% опытных растений обладали листьями-двойниками и 28,2% их были с удвоенным и разделенным стеблем. При облучении пятидневных проростков этот процент повышался до 48 и даже до 57. Дозы, большие 3000 r, заметно угнетали растения или давали летальный эффект. Но и на угнетенных экземплярах имело место образование двойных органов. Следует отметить почти полное отсутствие нарушений в морфогенезе у ближайшего к махорке растения — табака (Nicotiana tabacum). Только на одном экземпляре (облученном дозой 3000 r) удалось найти двойной лист, хотя количество растений табака, облученных разными дозами (250, 500, 750, 1500, 3000, 6000 и 10 000 r), достигало нескольких сотен. Такое же ничтожное число аномалий дали облученные растения Solanum melongena и Rheum palmatum.

III

Как могли возникнуть описанные двойные листья и стебли? Непосредственными наблюдениями того, что именно происходит с листовыми зачатками (примордиями) на конусе нарастания, мы еще не располагаем.

Одно из возможных объяснений состоит в том, что рентгеновские лучи дают, очевидно, толчок к разделению листового зачатка надвое, причем клеточный материал правой половины зачатка восстанавливает недостающую ей левую половину и, наоборот, материал левой половины примордия восстанавливает отсутствующую правую. В результате направленного таким образом морфогенеза мы можем констатировать в листе явление, напоминающее Duplicitas anterior у животных организмов.

У растений аналогичные явления можно искусственно вызывать у папоротников, листья которых, как известно, растут своей вершиной. Если вершину молодого листа папоротника разрезать вдоль, то из поверхностей раны (если краям последней не давать срастись) постепенно регенерируют недостающие полупластинки листа: возникает лист с вилообразно раздвоенной вершиной, причем наружные края последней — нормальные, а внутренние — регенеративные.

Через такой двувершинный лист можно провести вторичную плоскость симметрии; каждый из компонентов полученного листа-двойника также зеркально-симметричен.

В опытах с махоркой часто можно наблюдать намечающееся разделение также и листового продолжения в стебле. Отметим, что новые листья, возникающие впоследствии над таким листом с разделенным листовым продолжением, во многих случаях тоже бывают разделенными в той или иной степени (фиг. 2, лист 5 и листья 8а и 8b). В таких случаях вдоль стебля, на двух противоположных сторонах его, проходит по одной сплошной вертикальной борозде (фиг. 2), все более углубляющейся по мере образования новых листьев; вследствие этого стебель рано или поздно раздваивается в виде вилки и каждая из новообразовавшихся осей развивает самостоятельное соцветие (фиг. 2, *А* и *В*).

При поверхностном наблюдении такое разделение стебля махорки легко принять за истинную дихотомию. Если предположить, что импульс к разделению исходит от листа, то разделение стебля есть явление вторичное. Если бы это положение удалось доказать исследованием точки роста облученных проростков, то этим самым было бы дано одно из экспериментальных доказательств фитонизма, который был бы переведен из области сравнительной, «пассивной» морфологии в область морфологии экспериментальной (как это заметил проф. Б. М. Козо-Полянский по поводу вышеизложенных данных по махорке). Экспериментальное же обоснование фитонизма пролило бы свет на проблему зеркальноподобной симметрии, свойственной всем многоклеточным организмам и в растительном мире проявляющейся в листе, т. е. в индивиде низшего порядка, входящем в состав индивида высшего порядка, т. е. растения в целом.

Но можно выдвинуть и иное объяснение возникновения двойных листьев и стеблей у махорки. Можно представить себе, что рентгеновские лучи, действуя на конус нарастания молодого растения, подавляют развитие точки роста оси первого порядка. В связи с этим зачатки пазушных побегов, смежные с главной точкой роста, начинают интенсивно расти, слившись воедино в той или иной степени. В дальнейшем развитии возникают два более или менее тесно сросшихся растения (побега), как это показано на фиг. 2.

При этом стебель приобретает форму как бы двух слившихся цилиндров. Легко представить себе, что листовые зачатки, попавшие в зону соединения двух осей второго порядка и оказавшиеся на одном уровне, должны притти в контакт и развиться в двойные листья. Таким образом возникает растение, напоминающее Винклеровские химеры (Winkler, 1907), но химеры в пределах одного индивида. В самом деле, если допустить правильность только что изложенной мысли о возникновении дублированного растения, то правая его часть должна возникнуть из одной почки, а левая — из другой. В таком случае лист 5 (фиг. 2) является ярко выраженной химерой: ткани правой его полупластинки происхо-

дят от примордия правого пазушного побега на главной оси, а ткани левой полупластинки того же листа — от примордия левого пазушного побега, как это ясно видно из раздвоенного листового продолжения черешка этого близнецового листа. Это указывает (если, конечно, изложенное предположение верно) на возможность прививок молодых побегов путем соединения их по всей их длине. Такие прививки могли бы привести к образованию химер или вегетативных гибридов (бурдоны Винклера).

По мнению некоторых авторов, описанные выше аномалии в морфогенезе могут возникнуть как результат нарушения в распределении фитогормонов. Накладывая на точки роста томата и колеуса ланолиновую пасту с гетероауксином, Лайбах и Май (Laibach и Mai, 1936) вызывали нарушения в морфогенезе органов: сращивание листьев, асцидии, уплощение побегов, скручивание стебля и прочие аномалии. Возникновение последних авторы представляют себе следующим образом: развивающиеся побеги получают избыточную порцию необходимого им «ростового вещества», благодаря чему рост «не может более управляться и регулироваться» (!), — и части, которые при других обстоятельствах развиваются раздельно, срастаются между собою.

В этой гипотезе остается необъясненным, почему в результате действия «ростового вещества» (гетероауксин) должно наступить сращение вместо ожидаемого обычного усиления роста органов. Но предположим даже, что теория Лайбаха и Май верна. Тогда для нашего случая мы должны были бы принять, что рентгеновские лучи являются причиной каких-то нарушений в распределении фитогормонов, следствием чего явились двойные и тройные органы на облученных растениях махорки. Однако в литературе имеются данные, говорящие против такой возможности: на основании своих опытов Скуг (Skoog, 1936) утверждает, что рентгеновские лучи инактивируют фитогормоны.

Повидимому, мы мало можем уяснить себе суть дела путем привлечения «гормонов роста», ибо мы имеем здесь дело не столько с ростом, сколько с органогенезом.

Развивая идеи Сакса (Sachs, 1892), Вента (Went, 1929) и Чайлахяна (1937), можно было бы предположить существование в растении особых «листообразующих» веществ, по отношению к которым рентгеновские лучи оказываются особенно эффективными. Однако мысль об «органообразующих веществах» совершенно несостоятельна. Если предположить существование одного органообразующего вещества, то непонятно, как один и тот же «органообразователь» может формировать необыкновенное многообразие органов и частей.

Если же допустить наличие в организме большого количества различных органообразующих веществ по числу органов, как это предполагал Сакс, то остается открытым вопрос: что заставляет их действовать в строгой координации; кроме того, непонятно, как сравнительно просто составленные химические соединения (каковыми обычно представляют себе органообразующие вещества) могут «формировать» весьма сложно построенные органы и системы органов. Концепция органообразующих веществ вводит явно дуалистическое представление об организме.

Рассмотренные в этом сообщении нарушения в морфогенезе махорки, несомненно, являются следствием глубоких физиологических сдвигов в индивидуальном рзавитии растения. Эти сдвиги затрагивают целый комплекс основных процессов при становлении организма: ростовые, регенеративные и органогенетические процессы, а также ту почти неисследованную «функцию», которая обусловливает формирование двусторонне-симметричных частей тела. Этот сложный комплекс явлений необходимо подвергнуть более продуманному и более точному научному анализу, чем это было до сих пор.

Сектор физиологии растений
Института ботаники АН УССР
Киев

Поступило
13.V.1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Занкевич Е. Х., Вплив рентген. проміння на онтоген. розвиток вищих рослин, Журн. Інст. Бот. АН УРСР, 15(23), 1937.
2. Чайлахян М. Х., Гормональная теория развития растений, 1937.
3. Laibach F. und Mai G., Ueber die künstliche Erzeugung von Bildungsabweichungen bei Pflanzen, Arch. f. Entwicklungsmech., 134, 1936.
4. Penzig O., Pflanzen-Teratologie. 2 Aufl., 3 Bde, 1921—1923.
5. Went F. W., On a substance causing root formation, Proc. Kon. Akad. Wet., Amsterdam, 32, 1929 (цит. по Н. Г. Холодному: «Фитогормоны», Киев, 1939).
6. Winkler H., Ueber Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXV, 10, 1907.
7. Sachs J., Stoff und Form der Pflanzenorgane, 1892.
8. Skoog F., The effect of X-irradiation on auxin and plant growth, The Journal of cellular and comparative Physiology, 7, 2, 1935.

E. Ch. SANKEWITSCH. INFLUENCE OF X-RAYS UPON THE FORMATION OF LEAVES IN NICOTIANA RUSTICA

SUMMARY

X-raying of germinating seeds of Nicotiana rustica (doses of 750—6000 r) induces the following alterations in the external morphology of the leaves: undulate and curly leaf membrane, narrow and asymmetrical leaves, double and triple leaves, double and split stems.

The formation of double leaves on the X-rayed plants occured in two ways: the leaves were doubled either in the plane of the membrane («radial symmetrical» double leaves), or in the plane p.rpendicular to that of the leaf membrane («tangental symmetrical» double leaves).

In the case of «radial symmetrical» leaves there were observed all the possible intermediate forms between a forked-like splitting of the apical part of the midrib, through the leaves with two apexes till the formation of two separate leaves having a common petiole. A doubling of the petiole was also observed, causing frequently a doubling of the continuation of the leaf on a stem.

In the case of the «tangental symmetrical» leaves all intermediates were found between the so called four-winged leaves and two separate leaves, the latter being frequently turned by the morphologically upper surface of their leaf membran downwards and by the lower one — upwards.

The doubling and the splitting of the stem in the X-rayed Nicotiana rustica plants could be found at any leaves level. Each of the new-formed axes carried a separate inflorescens. A dependence between the doubling of leaves and the doubling of the stem was established.

The number of treated Nicotiana rustica plants, showing doubling (and tripling) of leaves and stems reached 50% (at 1500—6000 r) while in the untreated plants these abnormal formations were found only in exceptional cases. The frequency of the abnormal formations was proportional to the dosage applied.

Apart from Nicotiana rustica the present author observed the abnormalities here described in X-rayed tobacco and some other plants, but very rarely.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

ОТЧЕТ О СОВЕЩАНИИ ПО ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ ПРИ АКАДЕМИИ НАУК СССР

(с 28 января по 3 февраля 1940 г.)

За две сталинские пятилетки СССР превратился в мощную индустриальную страну с механизированным социалистическим сельским хозяйством. Широко развернулась научная работа, выросли огромные кадры научных работников. Социалистическое сельское хозяйство ставит перед наукой в целом и физиологией растений в частности целый ряд актуальных проблем. План третьей пятилетки и в области сельского хозяйства наметил огромной важности задачи. Такие проблемы, как постройка гигантской оросительной системы в Средней Азии, Куйбышевский и Камышинский гидроузлы на Волге и целый ряд других, успешно осуществляются.

В выполнении задачи, поставленной товарищем Сталиным, — получение 7—8 миллиардов пудов зерна ежегодно — огромна и почетна роль физиолога. Перед физиологией растений стоит задача — помочь агрономическим наукам выработать такие агроприемы, которые бы обеспечили в наиболее короткий срок решение поставленных перед сельским хозяйством задач. Физиология растений должна стать основой рационального земледелия. Это положение, которое в свое время выдвинул великий ученый К. А. Тимирязев, физиологи должны иметь всегда в поле зрения. К сожалению, физиология растений в целом до сих пор не завоевала себе этой почетной роли. В ряде случаев имеется недооценка роли физиологии для агрономии не только на периферии, но и в центральных учреждениях Наркомзема и ВАСХНИЛ.

Совещание физиологов растений Союза, созванное Академией Наук СССР (Институтом физиологии растений), сыграло значительную роль в смысле объединения физиологов, подытоживания проделанной работы и намечения плана действий для дальнейшей работы.

По характеру своей работы это совещание было скорее похоже на съезд или конференцию. Интерес к данному совещанию был огромен. Если вспомнить, что с 1928 г., т. е. с последнего Всесоюзного съезда ботаников, физиологи растений не собирались, то станет ясным значение данного совещания. Следует напомнить, что на съезде ботаников в 1928 г. работала только одна секция физиологии растений совместно с анатомией.

Совещание физиологов растений, происходившее в 1940 г., своей работой охватило большое количество периферийных работников союзных и автономных республик. Зарегистрировалось участников конференции 401 человек. Кроме официальных делегатов, присутствовало до 300 гостей. Из числа зарегистрировавшихся участников совещания московских 114 человек (28,5%) и 287 человек (71,5%) из других частей Союза. По республикам они распределялись следующим образом:

РСФСР	267	человек	(66,7%)
УССР	75	»	(18,7%)
БССР	8	»	(8%)
Грузинская ССР	16	»	(4,0%)

Узбекская ССР	15 человек	(3,7%)
Азербайджанская ССР	15 »	(3,7%)
Казахская ССР	4 »	(1,0%)
Таджикская ССР	1 »	(0,25%)

По партийности участники совещания распределялись следующим образом:

членов и кандидатов ВКП(б)	66 человек	(16,4%)
комсомольцев	24 »	(6,0%)
беспартийных	311 »	(77,6%)

По квалификации:

академиков	7 человек	(1,75%)
членов-корреспондентов	5 »	(1,25%)
профессоров и докторов наук	50 »	(12,4%)
доцентов, кандидатов наук и старших научных сотрудников	190 »	(47,4%)
ассистентов и научных сотрудников (без ученой степени)	149 »	(37,2%)

В совещании принимало участие большое количество женщин — 158 (37,9%).

Почти все города Союза, где имеются физиологи растений, прислали на совещание своих представителей (Москва, Ленинград, Киев, Тбилиси, Симферополь, Алма-Ата, Молотов, Воронеж, Ташкент, Томск, Чебоксары, Казань, Саратов, Ростов, Красноуфимск, Чакино, Ленинабад, Самарканд, Баку, Кировабад, Днепропетровск, Чкалов, Безенчук, Кинель, Харьков, Житомир, Ак-Кавак, Омск, Фергана, Белая Церковь, Херсон, Сухуми, Минск, Горки, Одесса, Уфа, Горький, Мичуринск, Энгельс, Пушкин, Тирасполь, Краснодар и др.).

Кроме того, в совещании участвовало много работников вузов и сотрудников опытных станций и научно-исследовательских интститутов.

На совещании работало 6 секций: 1) роста и развития, 2) минерального питания, 3 стойкости, 4) воздушного питания, 5) обмена веществ и 6) физиологической анатомии растений.

Всего было заслушано 13 докладов на пленарных заседаниях и 180 докладов на секциях.

По секциям они распределяются следующим образом:

Секция роста и развития	41
» минерального питания	35
» стойкости растений	35
» воздушного питания	25
» обмена веществ	21
» физиологической анатомии	23
Всего	180

По программе намечалось несколько большее число докладов — 213, состоялось 193 доклада. Однако, помимо 213 докладов (тезисы которых были напечатаны в отдельном сборнике), было заявлено еще 50 докладов, которые не могли быть заслушаны на совещании вследствие того, что тезисы были поздно представлены.

Не лишне будет вкратце охарактеризовать работу пленарных заседаний и секций.

Доклады на пленарных заседаниях имели целью дать обзор основных вопросов физиологии растений и тем самым наметить определенное введение и направление в работе секций.

Проф. О. А. Вальтер поставил своей задачей показать значение физиологии растений в стахановском движении в сельском хозяйстве. Несомненно, что этот вопрос является очень актуальным, над решением которого физиологам придется поработать.

Большой интерес вызвали доклады акад. Н. Г. Холодного. В своем докладе о роли фитогормонов в процессе роста и развития растений акад. Холодный не только дал теоретический обзор, но и указал, каким путем можно использовать фитогормоны в повышении урожая.

С особым вниманием совещание выслушало доклад акад. Т. Д. Лысенко «Об явлениях оплодотворения растений и наследственной передаче». В своем докладе акад. Лысенко на новом материале развивал свои взгляды о стадийном развитии растений. Этот доклад, несомненно, являлся фоном работы секции роста и развития растений.

Проф. Д. А. Сабинин на основании обстоятельного обзора литературы и своих экспериментальных данных показал роль плазмы в минеральном питании. Проф. Сабинин критиковал точку зрения исследователей, рассматривающих клетку как осмометр, выдвинув целый ряд возражений против этой теории. Дальнейшая работа в этом направлении безусловно принесет много интересного и полезного и разъяснит целый ряд вопросов поступления минеральных веществ в клетку.

Доклад проф. И. Г. Дикусара дополнял предыдущее сообщение в направлении возможного управления биохимическими процессами и урожаем растения путем регулирования минерального питания растений.

Доклад члена-корреспондента АН СССР Л. А. Иванова был посвящен роли фотосинтеза в формировании урожая. Следует отметить, что, несмотря на то, что в нашей стране вырос и работал такой замечательный ученый, как Тимирязев, так много сделавший в этом направлении, к сожалению, в настоящее время эта область меньше всего разрабатывается.

Совещание заслушало также еще неопубликованную теорию циклического старения и омоложения в онтогенезе покойного проф. Н. П. Кренке, который незадолго до своей смерти представил тезисы для выступления. Доклад был сделан Л. Г. Добруновым, одним из учеников Н. П. Кренке.

Проф. И. И. Туманов и член-корреспондент АН СССР Н. А. Максимов сделали доклады по вопросам устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды. Проф. Туманов в своем докладе о зимостойкости растений осветил вопросы, связанные с процессами закаливания растений, и обобщил разрозненные данные исследователей о механизме гибели растений от мороза.

Н. А. Максимов сделал обзор новейших исследований в вопросах засухоустойчивости, обратив особое внимание на влияние засухи на ростовые процессы, а также отметив новое направление в этой области, разрабатываемое в Институте биохимии АН СССР А. И. Опариным, А. Л. Курсановым и Н. М. Сисакяном.

Член-корреспондент АН СССР А. И. Опарин доложил совещанию о своих многолетних опытах в области обратимого действия ферментов и показал, насколько его теоретические данные могут быть полезны физиологии растений.

Проф. В. В. Бобко сделал сообщение о роли микроэлементов в жизни растений; этот вопрос представляет большой интерес как с теоретической, так и с практической стороны.

На заключительном заседании был заслушан огромной важности и интереса доклад акад. Д. Н. Прянишникова о роли физиологии растений в связи с химизацией земледелия, а также доклад заместителя директора Института физиологии растений АН СССР А. П. Щербакова, подытоживший работу совещания, и были приняты принципиальные решения о дальнейшей работе.

Все собравшиеся устроили овацию старейшему физиологу нашей страны акад. Д. Н. Прянишникову и инициатору организации совещания акад. А. Н. Баху.

Характеризуя работу секций, следует подчеркнуть, что самой многочисленной была секция роста и развития, работавшая под руководством акад. Н. Г. Холодного и члена-корреспондента АН СССР Н. А. Максимова. На этой секции было заявлено и сделано наибольшее количество докладов. Характерно, что вопросами роста и развития занимаются во всех уголках нашего Союза. То новое и плодотворное направление, которое создал своими

исследованиями акад. Т. Д. Лысенко, за короткий срок сумело привлечь к себе внимание большого коллектива научных работников.

На этой секции было заслушано много докладов по дальнейшей разработке теории стадийного развития. Были заслушаны также доклады по фотопериодизму, значению гормонов в процессах роста и развития, а также по теории Кренке, которая, несомненно, поможет в выработке рациональных норм полива и подкормок. На объединенном заседании секции роста и развития с секцией стойкости были заслушаны ряд докладов. Центральное место в этом заседании занял доклад проф. И. М. Васильева «Принцип стадийности в индивидуальном развитии растений и практика яровизации семян». Попытка ревизовать теорию стадийного развития и практику яровизации семян, которую проводил проф. Васильев в своем докладе, была встречена совещанием критически. Все выступавшие в прениях товарищи отметили, что эта ревизия не имеет под собой почвы, так как взамен существующей теории не выдвигается другая, более совершенная.

На секции стойкости, работавшей под руководством члена-корреспондента АН СССР проф. Н. А. Максимова и проф. И. И. Туманова, были заслушаны доклады по вопросам морозоустойчивости, засухоустойчивости, солестойкости и орошению. Наибольшее количество докладов было по вопросам морозо- и засухоустойчивости. Проблемы орошения и солестойкости не были достаточно представлены. По этим вопросам было заслушано всего 4 доклада. Такое явление нельзя считать нормальным, так как эти проблемы очень актуальны и на них нужно мобилизовать внимание физиологов. Доклады проф. А. М. Алексеева (Казань) и доцента В. С. Шардакова (Сталинабад) подняли принципиальной важности вопрос о состоянии воды в клетке и подвергли серьезной критике существующие в этом отношении взгляды. Большой интерес представляет доклад проф. П. А. Баранова (Ташкент). Исследования проф. Баранова в крайних для растительного организма условиях высокогорного Памира и знойных пустынь Средней Азии показали, насколько гибок растительный организм в переделке своей природы.

На секции минерального питания, которой руководил проф. Д. А. Сабинин, был заслушан ряд докладов, связанных как с вопросом поступления минеральных элементов в растения, так и с влиянием минерального питания на биохимические процессы растений. Особый интерес представляют доклады проф. Ф. Ф. Мацкова (Харьков) о внекорневом питании хлопчатника, Тодорова (Ташкент) о влиянии азотного питания на опадение завязей и С. К. Овечкина о периодичности минерального питания.

Секции обмена веществ и фотосинтеза имели наименьшее число докладов. Наибольшее число докладов на этих секциях дали Москва, Ленинград, некоторое количество дала Украина (Харьков, Киев).

В секции обмена веществ, которой руководили член-корреспондент АН СССР проф. А. И. Опарин и проф. А. И. Смирнов, ведущую роль играли доклады Института биохимии АН СССР.

Секция фотосинтеза, под руководством члена-корреспондента АН СССР Л. А. Иванова и проф. А. Н. Данилова, проделала большую работу в смысле объединения и подведения итогов немногочисленным исследованиям в области фотосинтеза. Несомненно, совещание поможет дальнейшему более энергичному развитию этой области физиологии растений.

Большой интерес вызвали доклады Д. И. Сапожникова (Ленинград) по эволюции фотосинтеза, С. В. Тагеевой (Саратов) о значении оводненности растения для фотосинтеза, Д. М. Головко (Москва) о влиянии минерального питания на фотосинтез и В. М. Катунского (Москва) по углекислотному удобрению. Особенно важное значение имели доклады, освещавшие вопросы методики (проф. В. П. Мальчевского, проф. И. М. Толмачева, А. А. Ничипорович).

Секция физиологической анатомии растений, под руководством проф. В. Г. Александрова, проделала исключительной важности работу. На этой секции выявилось, что в стране имеется довольно много работающих в области физио-

логической анатомии. Секция заслушала целый ряд докладов и наметила пути дальнейшего развития анатомии растений в нашей стране.

Помимо секционной работы, большую помощь работникам в их дальнейших исследованиях оказали показ новейших методов исследования и выставка работ Института физиологии растений и лаборатории проф. Кренке.

На выставке новейших методов исследования была показана новейшая аппаратура отечественного производства. Сотрудник Уральского филиала АН СССР тов. Маляревский, приехавший специально из Свердловска, демонстрировал работу наиболее совершенной конструкции полярографа. Большой интерес вызвали приборы Ленинградского физико-агрономического института (директор акад. А. Ф. Иоффе) для измерения света при изучении фотосинтеза (фотоинтегратор, объективный фотометр и люкометр).

Институт биохимии АН СССР иллюстрировал ряд методов, как вакуум-инфильтрация и прибор проф. А. И. Смирнова для изучения дыхания.

Институт физиологии растений АН СССР демонстрировал разработанный Ю. В. Ракитиным метод биологического определения этилена, а также ряд приборов для определения ацетальдегида и дыхания.

Проф. Молотковский (Житомирский сельскохозяйственный институт) показал ряд простых и остроумных конструкций приборов для полевых методов исследования.

Для ознакомления всех участников совещания с существующими методами определения фотосинтеза был организован специальный отдел. Лаборатория фотосинтеза (руководитель акад. А. А. Рихтер) демонстрировала применяемый ею метод учета фотосинтеза и организовала показ современных методов учета фотосинтеза как в СССР, так и за границей.

Несомненный интерес вызвала выставка новейшей литературы (русской и иностранной), организованная библиотекой Биоотделения АН СССР (Ц. Ю. Авербах).

Кроме того, участники конференции имели возможность ознакомиться в Биоотделении с выставкой, посвященной 80-летию со дня выхода в свет книги Дарвина «Происхождение видов», а также с кабинетом по истории микроскопа.

Работа совещания дала очень много полезного ее участникам и положила начало планомерной общей деятельности физиологов растений в нашем Союзе.

Все работы совещания будут напечатаны в специально посвященных данному совещанию номерах «Известий Академии Наук» и трудах Института физиологии растений.

В связи с тем, что остановиться на всех постановлениях совещания нет возможности, приводим резолюцию пленума совещания и наиболее существенные, имеющие принципиальный характер, решения секций.

1. Резолюция, принятая на заключительном пленарном заседании

Коллектив участников первого Всесоюзного совещания физиологов растений при Академии Наук СССР, происходившего в Москве с 28 января по 3 февраля 1940 года, подводя итоги своей работы, с большим удовлетворением отмечает, что основная задача совещания по объединению сил всех работающих в области физиологии растений, обмену опытом и смотру лучших работ — успешно выполнена.

Работы совещания со всей очевидностью выявили значительный рост теоретического уровня и практической целеустремленности в научно-исследовательской и опытной работе по физиологии растений.

В нашей стране за последние годы выросли новые квалифицированные кадры советских физиологов растений. Все эти успехи обусловлены общим подъемом и расцветом социалистического народного хозяйства, культуры и науки в нашей стране, достигнутым под мудрым руководством коммунистической партии,

Советского правительства и великого вождя, учителя и друга народов СССР товарища Сталина.

Воодушевляемые сталинским призывом к развитию передовой науки, вооруженные марксистско-ленинской теорией, советские физиологи растений достигли существенных успехов как в области разработки теории физиологии растений, так и приложения последней в различных областях практики социалистического сельского хозяйства и промышленности.

Широко известны в нашей стране и далеко за ее пределами замечательные работы академика Т. Д. Лысенко и его многочисленных учеников и последователей по теории стадийного развития растений и переделке их наследственной природы. По заслугам оценены классические исследования по физиологии растений, биохимии и агрохимии одного из лучших учителей советских физиологов растений академика Д. Н. Прянишникова и его школы. Примером для всех советских ученых является общественно-политическая и научная деятельность замечательного ученого нашей страны академика А. Н. Баха. Работы этих передовых ученых и пламенных патриотов нашей великой родины воодушевляют всех советских физиологов растений на дальнейшее развитие науки и решение задач, выдвигаемых перед нею практикой социалистического хозяйства.

Отмечая крупные успехи физиологии растений в нашей стране за последние годы, совещание одновременно констатирует, что общий теоретический уровень физиологии растений и размах внедрения ее достижений в сельском хозяйстве и промышленности еще продолжает отставать от все быстрее и быстрее возрастающих потребностей, возникающих из мощного развития народного хозяйства страны.

Это отставание в значительной степени обусловлено существующей недооценкой значения физиологии растений как «одной из основ рационального земледелия» (К. А. Тимирязев) со стороны организаций, возглавляющих сельскохозяйственное опытное дело (научно-исследовательская система Наркомзема СССР и ВАСХНИЛ). Недооценка эта привела к резкому сокращению объема работ или даже полной ликвидации физиологических лабораторий в ряде крупнейших опытных учреждений страны, тогда как быстро прогрессирующее сельское хозяйство страны требует, напротив, всемерного развертывания физиологических работ.

Совершенно недопустимым является также еще продолжающийся отрыв физиологии растений от стахановского движения в сельском хозяйстве, еще недостаточно научное освоение физиологами растений значительной агротехнической практики передовиков сельского хозяйства. Недостаточно также научное руководство со стороны физиологов работой опытников в сельском хозяйстве, которой такое большое значение придавал К. А. Тимирязев. Совершенно неудовлетворительно развернута работа по популяризации достижений современной физиологии растений среди широких народных масс страны.

Совещание считает, что имеются все необходимые условия для быстрейшей ликвидации этих недостатков и для дальнейшего плодотворного развития физиологии растений. Для обеспечения быстрейшего и наиболее успешного развития научно-исследовательской работы в области физиологии растений совещание считает необходимым проведение следующих основных мероприятий.

1. Создание физиологического журнала СССР как центрального органа советской физиологии растений. Журнал должен осуществлять роль организатора научных исследований по физиологии растений и оказывать методическую помощь работникам в этой области.

2. Систематическое проведение всесоюзных тимирязевских совещаний по физиологии растений не реже чем один раз в два года.

3. Усиление подготовки кадров физиологов растений в университетах, высших сельскохозяйственных школах и пединститутах, для чего необходимо:

а) расширить объем преподавания физиологии растений, приведя его в соответствие с развитием науки за последние годы;

б) установить в типовом учебном плане сельскохозяйственных вузов правильную последовательность в преподавании физиологии растений и физико-

химических дисциплин (органическая, физическая и коллоидная химия), которые должны проходиться ранее физиологии растений;

в) объединить преподавание физиологии и анатомии растений на одной кафедре;

г) создать лучшие материальные условия для научно-исследовательской работы при кафедрах физиологии растений в университетах, сельскохозяйственных вузах и пединститутах;

д) увеличить количество аспирантских мест по физиологии растений при академиях наук СССР и союзных республик, университетах и высших сельскохозяйственных и педагогических школах, а также научно-исследовательских институтах НКЗ СССР и ВАСХНИЛ.

4. Создание сводок и монографий по основным проблемам физиологии растений и в особенности по частной физиологии сельскохозяйственных культур, а также составление капитального руководства по методам физиологических исследований.

5. Издание серии научно-популярных книг и брошюр по физиологии растений — «Тимирязевской библиотеки» для агрономов, учителей и колхозников.

6. Организация при всех крупных научно-исследовательских институтах, опытных и селекционных станциях лабораторий физиологии растений и восстановление этих лабораторий там, где они были ликвидированы.

7. Обратить особое внимание на всемерное развитие комплексных форм работы среди физиологов растений и специалистов смежных областей науки (растениеводство, земледелие, агрохимия, почвоведение, микробиология, селекция, генетика и другие специальности), а также на вопросы оснащенности работы современными методами научного исследования.

8. Создание при Академии Наук СССР постоянной комиссии по аппаратуре и методам исследования, применяемым в физиологии растений, с основной задачей по разработке, аппробации и распространению наиболее рациональных приемов исследования в области физиологии растений, а также налаживанию и активированию производства необходимых для этого аппаратуры и реактивов.

9. Организация при Академии Наук СССР консультационного бюро по методике и технике физиологического исследования.

10. Ходатайство перед руководящими инстанциями об организации единого центра для сбора и разработки архивов и научных материалов К. А. Тимирязева, который должен будет послужить основой для создания музея его имени.

* * *

Коллектив участников совещания призывает всех советских физиологов растений к самоотверженной и плодотворной работе на благо социалистического строительства родины и процветания советской передовой науки.

Под руководством партии Ленина—Сталина советские физиологи растений на основе марксистско-ленинской теории и лучших традиций отечественной и мировой науки — традиций Дарвина, Тимирязева, Мичурина — пойдут к новым успехам в деле овладения и управления жизненными процессами растительного организма и повышения его хозяйственной продуктивности.

Да здравствует Советское правительство и его славный руководитель Вячеслав Михайлович Молотов!

Да здравствует партия Ленина—Сталина!

Да здравствует великий вождь, учитель и друг народов СССР товарищ Сталин!

II. Решения секций совещания

А. По секции роста и развития

1. Широко развернуть работу по изучению физиологии процессов оплодотворения и цветения, периоду покоя и разработке методов управления этими явлениями, по вегетативному размножению, по влиянию взаимодействия между привитыми компонентами и по изучению роли гормонов в процессах роста и развития.

2. Поставить углубленное изучение возрастных изменений важнейших физиологических процессов в связи с теорией циклического старения и омоложения растений в онтогенезе.

3. Выяснить внутреннюю физиологическую природу протекающих в растениях стадийных изменений.

4. Более углубленно разработать вопросы физиологии направленных изменений наследственных свойств и признаков растений.

5. Расширить работу по разработке приемов предпосевного воздействия на семена, в целях повышения урожайности, обратив особое внимание на необходимость углубленного физиологического анализа этих приемов.

6. Отметить необходимость производства в СССР синтетических гормональных препаратов, для чего просить соответственные организации оказывать содействие учреждениям, где данное производство уже налаживается (Институт химии МГУ под руководством акад. Наметкина).

Б. По секции минерального питания

1. Совещание отметило, что за последние годы сложился ряд оригинальных и перспективных направлений исследования, каковы, например, изучение изменений минерального питания в связи со стадийным развитием, воздействие минерального питания на обмен веществ, развитие и формообразование растений, изучение действия микроэлементов, изучение действия предпосевной обработки растворами солей как средство повышения их устойчивости, изучение процессов поступления веществ и т. д. Однако имеющийся рост физиологических исследований по минеральному питанию является совершенно недостаточным в связи с задачами, стоящими перед наукой в период осуществления плана третьей пятилетки.

Соответственно изложенному необходимо поставить изучение.

1. В связи с задачей внедрения правильной системы удобрений и повышения их эффективности:

а) процессов поступления веществ в растительную клетку в зависимости от этапа развития клетки и физиологических особенностей корневой системы;

б) коллоидно-химических изменений протопласта растительной клетки в зависимости от условий минерального питания.

2. В связи с внедрением правильных севооборотов:

а) выяснить роль микроорганизмов ризосферы в поглотительной способности корневой системы;

б) установить физиологические процессы при фиксации азота клубеньковыми, а также накопления азота небобовыми культурами под влиянием заражения их клубеньковыми и другими бактериями;

в) изучить особенности минерального питания сельскохозяйственных растений как основу чередования их в севообороте.

3. В целях разработки и обоснования приемов удобрения, обеспечивающих регулирование формообразования, обмена веществ и темпов развития растений:

а) изучить распределение элементов минерального питания, их превращения, передвижения и использования в зависимости от развития и внешних условий, а также изменений в устойчивости растений под действием минерального питания;

б) изучить биохимию и морфологию отдельных органов в процессе развития для диагностирования.

4. В связи с задачей разработки новых приемов воздействия на сельскохозяйственные растения изучить:

а) предпосевную обработку семян растворами макро- и микроэлементов;

б) внекорневое питание растений;

в) применение опрыскивания растений окислителями и восстановителями.

II. Совещание обращает внимание на необходимость поднятия методики постановки и проведения опытов на более высокий уровень.

Для указанной цели необходимо следующее:

а) внедрение в исследовательскую работу микрометодов, для чего просить Президиум Академии наук СССР возбудить ходатайство перед соответствующими организациями об изготовлении необходимой для этого аппаратуры;

б) в виду недостаточной точности и быстроты применяемых в настоящее время микрометодов просить Президиум Академии Наук СССР включить в тематический план соответствующих институтов темы по разработке микрометодов;

в) придавая большое значение анализу действия отдельных факторов на отношение растений к условиям минерального питания, считать необходимым обеспечение ряда лабораторий факторостатными установками.

В. По секции воздушного питания

Совещание констатирует, что, несмотря на исключительную важность процесса фотосинтеза для продукции органического вещества растений, работы по фотосинтезу не получили достаточного развития в советской физиологии растений, особенно работы по изучению механизма фотосинтеза, которым Тимирязев посвятил всю свою жизнь.

Продолжить и развить наследие Тимирязева — долг советской физиологии. На основании вышеизложенного считать необходимыми для изучения в ближайшем будущем следующие вопросы:

а) изучение эволюционного развития пигменто-пластидного аппарата и эволюции самого процесса фотосинтеза, энергетики и первичных реакций фотосинтеза, химии и физики хлорофилла и его состояния в пластидах и т. д.;

б) разработку методов учета фотосинтеза, особенно полевого характера;

в) проверку ряда существующих методов учета фотосинтеза (Иванова и Коссович, Сакса по привесу всей массы растения и др.);

г) обратить особое внимание на изучение вопросов удобрения углекислотой и светокультуры растений как вопросов, имеющих большое народнохозяйственное значение;

д) изучить влияние различных условий на фотосинтез и продукцию урожая у культурных растений (влияние засоления, минерального питания, водного режима и т. д.).

Г. По секции устойчивости растений

I. По разделу зимостойкости

1. Совещание констатирует ряд теоретических и практических достижений в этом вопросе:

а) установлены основные вредные комплексы, вызывающие повреждения и гибель озимых хлебов, плодовых и субтропических культур и т. д.; разработаны методы определения зимостойкости озимых и других культур, что дает возможность оценивать большое количество сортов; установлена зависимость зимостойкости растений от их развития; начата работа по обоснованию принципов подбора пар для выведения новых сортов; физиологически подтверждена возможность создания стойких озимых пшениц путем скрещивания их с пыреями; доказана возможность повышения зимостойкости путем предпосевного воздействия и т. д.

2. Совещание отмечает, что полученные достижения не являются все же достаточными для удовлетворения вопросов сельскохозяйственного производства, и предлагает обратить внимание на следующие вопросы:

а) По озимым культурам

а) Широко развернуть исследования по разработке способов повышения устойчивости и способов регенерационной способности поврежденных растений.

б) Выяснить условия зимовки в восточных районах и определить эффективность существующих приемов повышения зимостойкости в условиях Сибири.

в) Разработать эффективные методы отбора зимостойких форм озимых хлебов из популяций, развить работу по физиологической теории подбора пар при скрещивании у озимых пшениц.

г) Шире развернуть изучение условий воспитания на повышение зимостойкости озимых хлебов, а также пшенично-пырейных гибридов.

д) Учитывая большое народнохозяйственное значение продвижения озимых культур на Восток, необходимо организовать в степной и подтаежной зоне Сибири специальные лаборатории по изучению зимостойкости озимых и усилить аналогичную работу в Саратове.

б) По многолетним травам

а) Отметить недостаточную изученность вопроса (клевер, люцерна и др.).

б) Изучить зимостойкость многолетних трав в связи с их развитием, с влиянием сроков и способов посева, а также сроков скашивания.

в) По субтропическим культурам

Расширить начатую работу в направлении борьбы с их вымерзанием путем регулирования ростовых процессов и повышения эффективности существующих приемов.

г) По плодовым деревьям

Углубить изучение устойчивости к морозам и заморозкам плодовых культур и винограда в сортовом разрезе с разработкой приемов воздействия, повышающих их морозоустойчивость (регулирование ростовых процессов, применение минеральных удобрений, поливов, прививок, воспитания молодых гибридных сеянцев).

II. По разделу засухоустойчивости

На основании проведенных работ по засухоустойчивости можно рекомендовать для применения в опытных учреждениях ряд ускоренных физиологических методов определения устойчивости растений к атмосферной и почвенной засухе (метод завядания, применение засушников и суховейных установок).

Дальнейшее углубление и расширение работ должно пойти по следующим разделам:

а) углубленное изучение влияния засухи в различные периоды жизни растения и выяснение физиологической природы устойчивости. Обратить особое внимание на влияние засухи на генеративные органы и формирование урожая.

б) Дальнейшая разработка путей повышения засухоустойчивости культурных растений путем предпосевной обработки семян.

в) Расширение и углубление работ по изучению засухоустойчивости плодовых и лесных пород в связи с лесозащитными полосами.

г) Критическая обработка большого накопленного материала по засухоустойчивости в виде монографии.

д) Для успешной разработки вопросов засухоустойчивости обеспечить опытные учреждения соответствующим оборудованием.

III. По разделу солеустойчивости

1.

1) Совещание отмечает, что для правильного разрешения проблемы солеустойчивости путь исследования должен носить комплексный характер и итти в тесной увязке с работами почвоведов, микробиологов, агротехников и селекционеров.

2) Разрешение проблемы освоения засоленных почв, а также изучение солеустойчивости растений должно итти дифференцированно в зависимости от системы земледелия (орошаемое или сухое), которое имеется в данном районе.

3) Несмотря на актуальность проблемы солеустойчивости растений, необходимо отметить недостаточное внимание, уделяемое этому вопросу.

4) Изучение солеустойчивости должно итти в следующем направлении:

а) исследование солеустойчивости по фазам и стадиям развития растений с точной характеристикой почв;

б) изучение физиологической реакции растения на засоление, выяснение активности и распространения корневой системы, влияния удобрений и микроэлементов в повышении солеустойчивости;

в) разработка методов предпосевного повышения солеустойчивости и методов физиологического отбора солестойких форм.

2.

1) В сухом земледелии возможно освоение только сравнительно слабо засоленных почв (различные типы солонцеватых и солончаковых каштановых почв и солонцов).

Здесь необходимо изучение следующих вопросов:

а) изучение водного режима растений на различных почвах в связи с мульчированием, снегозадержанием, различной агротехникой (типы пахоты, вспашка столбчатого горизонта и др.) и химической мелиорацией этих почв;

б) физиологическое обоснование подбора солеустойчивых культур для засоленных почв.

3.

В условиях орошения возможно освоение наиболее засоленных почв, включая солончаки.

Применительно к орошаемому земледелию задачи физиологического изучения модифицируются, причем особое значение приобретает следующее:

а) изучение водного режима с целью разработки рационального гидромодуля для различных типов засоления и разных культур;

б) разработка физиологических основ агротехники засоленных почв (сроки и густота посева, удобрения);

в) изучение рассоляющего действия люцерны и других предшественников в севообороте.

4.

На основании имеющихся физиологических исследований уже в настоящее время можно рекомендовать для производственных опытов и производства следующее.

1) Мероприятия, улучшающие водно-воздушный режим солонцов и водный режим растений (гипсование, мульчирование, снегозадержание и вспашка столб-

чатого горизонта без оборачивания пласта с последующим дискованием, последнее в первую очередь на корково-столбчатых солонцах).

2) Отбор солестойких форм в пределах сорта в природной обстановке на засоленных почвах.

3) На основании установленной повышенной чувствительности хлопчатника к засолению при прорастании рекомендовать соответствующими агротехническими мероприятиями понижать содержание солей в почве в этот период.

4) Для производственных опытов, в условиях Западной Сибири, на корковых и среднестолбчатых солонцах можно рекомендовать метод предпосевного повышения солестойкости для пшеницы Мильтурум 0321 путем выдерживания наклюнувшихся семян в молярном растворе поваренной соли в течение одного часа.

Рекомендовать для лабораторной проработки этот прием в других районах и для других сортов и культур.

5) Рекомендовать для лабораторной проработки метод обработки семян солями бора.

IV. По проблеме орошения

1. На основании физиологических исследований в настоящее время дана оценка различных способов орошения и показана большая эффективность дождевания, установлены основные периоды наибольшей потребности растения в водоснабжении и минеральном питании.

2. Перед физиологией растений в области орошения стоят в настоящее время следующие основные вопросы:

а) выяснение наиболее эффективных и пригодных для орошения сортов;

б) изучение явления полегания, физиологического обоснования способов орошения, разработка методов учета расхода воды растением для подведения баланса орошаемого поля.

3) На основании проведенных работ рекомендовать опытным учреждениям следующие мероприятия:

а) увязывать сроки полива и подкормки с основными физиологическими этапами в развитии растений;

б) обратить внимание на внедрение в практику дождевания как наиболее эффективного способа орошения;

в) для диагностики сроков и норм полива использовать различия в физиологическом поведении растений (содержание воды в листе, поведение устьиц и т. д.).

Д. По секции обмена веществ в растении

Отмечая крупные достижения, имеющиеся у нашей промышленности в результате развития биохимического исследования (реконструирован ряд кустарных производств и созданы новые отрасли, не существовавшие раньше: каучук, витамины, ацетон, глицерин, лимонная кислота и др.), совещание считает необходимым развить дальнейшее исследование по ряду направлений.

1) Изучение особенностей обмена в связи с систематическим положением и сортовыми свойствами растений, а также зависимости обмена от внешней среды.

2) Изучение влияния искусственных воздействий на обмен (влияние этилена, прививок, температуры и т. д.).

3) Разработка методов биохимического исследования.

4) Изучение обмена веществ в связи с ростом и развитием растений.

5) Изучение наследования биохимических признаков.

6) Значительное расширение работ по физиологии иммунитета у растений, в частности по вопросам обмена у больного растения.

Е. По секции физиологической анатомии растений

1. Отмечая значение анатомического анализа при физиологическом исследовании и познании жизни растения, совещание считает необходимым усилить работу по подготовке специалистов в области анатомии растений.

Для указанной задачи следует:

а) усилить и улучшить преподавание анатомии растений в вузах;

б) подготовить соответственные кадры путем организации аспирантуры по анатомии растений;

в) организовать специальные лаборатории анатомии растений в научно-исследовательских учреждениях;

г) издать ряд анатомических монографий по культурным растениям, а также сводки по микрохимии и микротехнике;

д) считать желательным создание в крупнейших университетах специальных кафедр по анатомии растений.

2. Непосредственными задачами в исследовании, стоящими перед анатомией растений, считать следующие.

а) Изучение явлений, связанных с оплодотворением и развитием семян и плодов, наливом и созреванием зерна, в связи с механизацией уборки и другими задачами практического характера.

б) Изучение роли колоса в водном режиме и фотосинтезе растения для выяснения сущности засухоустойчивости в этот период.

в) Изучение явлений полегания и влияния минерального питания на структуру растения.

г) Изучение процессов структурного метаморфоза, происходящего в растении при прививках и при вегетативной гибридизации.

д) Развитие экологической анатомии для установления характера реакции растения на воздействие ряда географических факторов, условий произрастания и агротехники.

е) Изучение структурных особенностей, сочетанных с наибольшим накоплением в растении каучука, эфирных масел и других веществ.

Приведенный материал с несомненностью свидетельствует об успешном завершении работы конференции, носившей всесоюзный характер, и показывает, что основная задача работы совещания — объединить силы физиологов растений нашей страны — в основном выполнена. Успех в дальнейшей работе в этом направлении будет зависеть от проведения в жизнь постановлений и резолюций совещания.

Редактор *Н. И. Малаховский* Техн. редакторы *Ф. С. Сорина* и *Е. Шнобель*

Корректора *Е. М. Лидова* и *Т. В. Алексеева*

Сдано в набор 18/VII 1940 г. Подписано к печати 29/X 1940 г. 12 печ. л.
Формат бум. 70 × 108 1/16. Тип. знак. в печ. л. 67000 17,5 уч.-авт. л. 18,3 уч.-изд. л.
Тираж 2350 экз. А-32441. АНИ № 1967. Заказ № 687.

Типо-литография Издательства Академии Наук СССР. Ленинград, В. О., 9-я линия, 12

СОДЕРЖАНИЕ

SOMMAIRE

Цена 9 руб.

ОТКРЫТА ПОДПИСКА
НА ЖУРНАЛЫ ИЗДАТЕЛЬСТВА АКАДЕМИИ НАУК СССР
на 1941 год

НАИМЕНОВАНИЕ ЖУРНАЛОВ	Количество №№ в год	ПОДПИСНАЯ ЦЕНА 12 мес.	6 мес.
АВТОМАТИКА и ТЕЛЕМЕХАНИКА	6	48 —	24 —
ACTA PHYSICOCHIMICA	12	108 —	54 —
АСТРОНОМИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ	6	36 —	18 —
БИОХИМИЯ	6	48 —	24 —
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ	6	36 —	18 —
ВЕСТНИК АКАДЕМИИ НАУК	12	60 —	30 —
ДОКЛАДЫ АКАДЕМИИ НАУК на русск. яз.	36	180 —	90 —
ДОКЛАДЫ АКАДЕМИИ НАУК на иностр. яз.	36	180 —	90 —
ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ	4	32 —	16 —
ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ ХИМИИ	24	144 —	72 —
JOURNAL OF PHYSICS	12	72 —	36 —
ЖУРНАЛ ПРИКЛАДНОЙ ХИМИИ	12	96 —	48 —
ЖУРНАЛ ТЕХНИЧЕСКОЙ ФИЗИКИ	24	144 —	72 —
ЖУРНАЛ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ и ТЕОРЕТИЧЕСКОЙ ФИЗИКИ	12	96 —	48 —
ЖУРНАЛ ФИЗИЧЕСКОЙ ХИМИИ	12	108 —	54 —
ЗАПИСКИ ВСЕРОССИЙСКОГО МИНЕРАЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА	4	36 —	18 —
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ	6	48 —	24 —
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК, серия биологическая	6	54 —	27 —
ИЗВЕСТИЯ ВСЕСОЮЗНОГО ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА	6	48 —	24 —
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК, серия географическая и геофизическая	6	48 —	24 —
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК, серия геологическая	6	48 —	24 —
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК, серия математическая	6	36 —	18 —
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК, Отделение технических наук	10	80 —	40 —
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК, Отделение литературы и языка	6	54 —	27 —
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК, серия химическая	6	48 —	24 —
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК, серия физическая	4	32 —	16 —
МАТЕМАТИЧЕСКИЙ СБОРНИК	6	54 —	27 —
МИКРОБИОЛОГИЯ	10	80 —	40 —
НАУКА и ЖИЗНЬ	12	36 —	18 —
ПРИКЛАДНАЯ МАТЕМАТИКА и МЕХАНИКА	6	48 —	24 —
ПРИРОДА	12	54 —	27 —
ПОЧВОВЕДЕНИЕ	12	96 —	48 —
СОВЕТСКАЯ БОТАНИКА	6	48 —	24 —
ФИЗИКО-МАТЕМАТИЧЕСКИЙ РЕФЕРАТИВНЫЙ ЖУРНАЛ	12	96 —	48 —
ХИМИЧЕСКИЙ РЕФЕРАТИВНЫЙ ЖУРНАЛ	12	96 —	48 —

СПИСОК ЖУРНАЛОВ ИЗДАТЕЛЬСТВ ФИЛИАЛОВ АКАДЕМИИ НАУК СССР

ИЗВЕСТИЯ АЗЕРБАЙДЖАНСКОГО ФИЛИАЛА АКАДЕМИИ НАУК СССР на русск. яз.	6	24 —	12 —
ИЗВЕСТИЯ УЗБЕКИСТАНСКОГО ФИЛИАЛА АКАДЕМИИ НАУК СССР на русск. яз.	12	30 —	15 —

ПОДПИСКУ И ДЕНЬГИ НАПРАВЛЯТЬ ПО АДРЕСУ:

Москва, 12, Большой Черкасский переулок, 2 „АКАДЕМКНИГА“.

Заказы принимаются также доверенными конторы „АКАДЕМКНИГА“, отделениями „Союзпечати“, повсеместно на почте и магазинами КОГИЗ'а.